

А. А. Поздняков

РАЗВИТИЕ И НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Основные концепции

УДК 573

ББК 28.02 28.03 28г 87.2

П 47

Поздняков Александр Александрович

Развитие и наследственность: Основные концепции. — Новосибирск, 2020. — 268 с. (Электронный препринт:
<http://zhelva.narod.ru/pdfs/pr2020.pdf>)

В книге обсуждается соотношение между осуществлением формы в онтогенезе и наследственностью. Обосновывается, что именно осуществление является причиной включения тех или наследственных факторов. Критически описывается корпускулярная концепция наследственности, основанная на информации, содержащейся в ДНК, а также полевая (теория биологического поля А.Г. Гурвича и сходная с ней теория морфогенетического или эмбрионального поля) и эпигенетическая концепция развития, основанная на первичности процесса, а не структуры. Описана исследовательская программа, направленная на описание корреляционной системы, разработанной И.И. Шмальгаузенем.

Рекомендуется биологам, философам, интересующимися проблемами теоретической биологии, преподавателям, аспирантам и студентам, а также широкому кругу читателей, интересующихся современным состоянием теоретической биологии.

© А.А. Поздняков, 2020

Содержание

Введение	5
Глава 1. Корпускулярная концепция наследственности	14
1.1. Преформизм	14
1.2. Концепция пангенезиса	17
1.3. Гибридологический анализ	24
1.4. Генотип и фенотип по В. Иогансену	26
1.5. Мутационизм	28
1.6. Хромосомная теория наследственности	32
1.7. Молекулярная генетика	36
1.8. Значение корпускулярной концепции наследственности для теории развития	41
Глава 2. Полевая концепция развития	47
2.1. «Силовые» концепции развития	48
2.2. Теория биологического поля	58
2.3. Теория морфогенетического поля	70
2.4. Природа биологического поля	73
2.5. Значение концепции поля для теории развития	80
Глава 3. Эпигенетическая концепция развития	88
3.1. Представления Ж.Б. Ламарка о природе организмов	90
3.2. Мнемонические теории развития	97
3.3. Инерционные теории развития	114
3.4. Представления Ф. Гальтона о наследственности	120
3.5. Реляционная теория наследственности в представлении А.И. Шаталкина	125
3.6. Замена модификаций мутациями как основа устойчивости развития	137
3.7. Корреляционная система как основа устойчивости развития.....	149
3.8. Представления М.А. Шишкина об устойчивости организации и развития	158
3.9. Недостатки эпигенетической концепции развития	167
3.9.1. Значение терминологии (языка описания)	168
3.9.2. Понятие адаптивности	171
3.9.3. Понятие естественного и стабилизирующего отбора	176

4 Содержание

3.9.4. Понятие целесообразности	188
3.9.5. Процесс и структура в эпигенетической теории эволюции.....	191
Глава 4. Теория корреляционной системы как основа эпигенетической теории эволюции	195
4.1. Основные понятия теории корреляционной системы	195
4.2. Принцип корреляции органов	197
4.3. Фенотипическая интеграция и модульность организации	202
4.4. Основные методические подходы	204
4.5. Основные направления исследований корреляционных систем.....	210
Заключение	221
Терминологический словарь	225
Литература	249

Введение

Развитие — это одно из характерных свойств живых существ. В отличие от механического перемещения, при котором движущееся тело не изменяется, в развивающемся объекте появляются изменения (новообразования, новации). Однако исследование развития без адекватной концепции объекта, который развивается, может привести к некорректным интерпретациям. Вполне очевидно, что частные концепции объектов, которые способны развиваться, должны основываться на общей концепции. И такая концепция возможна только на основе органицистских (органических) представлений, одной из версий которых является общая теория систем (Поздняков, 2018а, б, в).

Многими исследователями именно общая теория систем предлагалась в качестве метода, наиболее пригодного для описания живых объектов (Малиновский, 2000; Тахтаджян, 2001). Однако надежды, которые на неё возлагались, не оправдались (Лисеев, 2004, с. 69–70). Как правило, общие теории в науке о живом строятся либо без применения системных принципов, либо системные принципы только декларируются, но в основу теории явно или неявно закладываются иные принципы.

С одной стороны, скромные успехи системного подхода в науке о живом можно объяснить тем, что методологи применяли системные представления для выделения объектов и их описания в слишком общем виде, когда относительно автономные объекты (клетки, особи, виды), их разнообразные компоненты и сочетания рассматривались как имеющие один и тот же онтологический статус. Иными словами, системные представления воспринимались как самодовлеющие, которые можно применять для выделения и описания любых явлений и их сочетаний. Однако, несмотря на возможность описания с одной и той же точки зрения особи млекопитающего и её пищеварительной системы, степень автономности этих объектов, проявление их активности существенно различаются. Для успешного развития теорий в науке о живом следовало бы применять системный подход в первую очередь для описания объектов, которые уже выделены биологами в качестве относительно автономных единиц.

6 Введение

С другой стороны, определённую сумятицу внесли сами биологи, сторонники системного подхода, которые часто любое примечательное свойство живых объектов объявляли системным, не утруждаясь доводами в пользу высказанной точки зрения. Следует также отметить, что многие биологи воспринимают системный подход натуралистически, т.е. некоторые концепты интерпретируются ими не как элементы системного описательного аппарата, а как отражение реальных явлений. В частности, это касается понятия целостности.

Ещё одна причина, обусловившая неуспех системного подхода в науке о живом, — это расплывчатость и неустойчивость терминологии. Разные учёные вкладывают различный смысл в одни и те же слова. Между тем, постановка многих вопросов и их решение зависят от смысла используемых понятий. Таким образом, первоочередной задачей в приложении системного подхода к живым объектам является уточнение понятийно-описательного аппарата.

До сих пор разные концепции развития сводят к двум основным версиям: эпигенезу и преформации. Истоки этих версий восходят к идеям трёхсотлетней давности, и отсылка к этим древним представлениям в наше время является анахронизмом, поскольку за прошедшее время общенаучные представления сильно изменились. Вполне очевидно, что в наше время проблему развития следует осмыслить именно в контексте современных общенаучных представлений.

Так, лишь в крайне упрощённом виде развитие живых существ можно представить как происходящее либо путём преформации, либо путём эпигенеза. Индивидуальное развитие — процесс многоаспектный, поэтому в разных аспектах интерпретация этого процесса может и должна быть различной. Во-первых, в развитии различают две составляющие: *рост* (простое увеличение размеров зародыша) и *дифференциацию* (формирование различных органов из гомогенной массы). С этой точки зрения различают три типа: *преформацию* — «рост без дифференциации», *эпигенез* — «дифференциация при наличии роста» и *метаморфоз* — «дифференциация без роста» (Нидхэм, 1947). Описанную типологию усложняют точки зрения, что в процессе развития один тип может сменяться другим, например, *преципитация* — это такое развитие, которое на ранних стадиях характеризуется как эпигенез, который позже сменяется преформацией (Нидхэм, 1947).

Второй аспект усматривается в сопоставлении многообразия на разных стадиях развития: «условимся называть преформационными теориями те, в которых содержится мысль, что многообразие дифференцированного организма соответствует аналогичное многообразие факторов в исходный момент развития, причём эти факторы существуют с самого начала развития и неизменны до самого его конца. Эпигенетическими условимся называть те теории, в которых исходное состояние организма при развитии мыслится как нечто принципиально более простое, чем его сформированное состояние; т.е. простота исходной фазы (например, яйца) заключается не только в меньшем многообразии частей, доступных наблюдению, но и в большей простоте её факториальной конструкции. В течение развития могут появляться не только новые части организма, но и сами факторы развития могут в течение формообразования возникать заново, трансформироваться и умножаться» (Светлов, 1978, с. 214). Действительно, в этом контексте можно говорить только о двух типах развития.

Третий аспект соотносится с причинной интерпретацией развития. Здесь можно противопоставить *редукционизм*, в контексте которого полагается, что развитие обусловлено факторами, содержащимися в частях, и *холизм*, в контексте которого полагается, что развитие обусловлено целостным фактором. Собственно говоря, в обоих этих случаях развитие представляется *детерминированным*, точнее, с холистической точки зрения — *эквивифинальным*. Только с преформистской точки зрения образ дефинитивной формы заключён в частях, точнее, совокупность частей развивается в дефинитивную форму, а с холистической точки зрения образ дефинитивной формы заключён в целом.

Перечисленные две точки зрения не исключают возможность третьего типа развития, при котором существование общих причин, по сути, отрицается и считается что развитие в каждый данный момент времени обусловлено сложившейся структурой и локальными причинами, задающими направление развития в ближайшей перспективе. Например, представления Р. Декарта о развитии животных, трактуемые как механистический эпигенез (Нидхэм, 1947), относятся именно к этому типу. Так, по его описанию, зародыш животных представляет собой мутную жидкость. В результате брожения жидкость нагревается и в ней возникает движение. Ре-

8 Введение

зультатом движения является перераспределение частиц жидкости, образование сгущений, дающих начало органам, в первую очередь, сердцу. По мнению Р. Декарта, основанием всех телесных движений животных является теплота, имеющаяся в сердце. В отличие от развития животных, развитие растений он трактовал как преформацию: «твёрдые и плотные семена растений могут иметь частицы, расположенные в определённом порядке, которые нельзя изменить без вреда для семени» (Декарт, 1989, с. 440).

Современные представления, полагающие такой тип развития, основывают на понятии *самоорганизации* (Белоусов, 1987; Марков, Марков, 2011).

Учитывая современный уровень общенаучных естественных представлений, следует указать на важность противопоставления *структуры* и *процесса*. По отношению к развитию их соотношение можно представить в двух вариантах. В одном варианте структура определяет различные характеристики процесса. В другом варианте — первичен процесс, он порождает структуры. Именно это противопоставление должно быть определяющим для описания способа индивидуального развития. В первом случае процесс в той или иной мере детерминирован определяющей его структурой; тогда изменение процесса будет обуславливаться изменением структуры. Во втором случае процесс не детерминирован; тогда возможно его изменение в соответствии с обстоятельствами и, как следствие, изменение порождаемой им структуры (Поздняков, 2019б).

С проблемой развития непосредственно связана проблема наследственности. Пока вторая проблема не была осознана, основной научной проблемой было развитие, которое объяснялось посредством двух конкурирующих концепций: преформизма и эпигенеза. Позже определяющее значение приобрела наследственность, причём, к сожалению, подавляющим количеством биологов соотношение между ними было понято редукционистски — так, что *наследственность определяет развитие*.

Эпистемологической ловушки при решении проблемы соотношения между развитием и наследственностью не избежал и такой великий аналитик, как А.А. Любищев, который считал, что «задача понимания наследственности естественно распадается на две большие проблемы: проблему передачи наследственного капитала от родителей к потомкам и проблему развёртывания, осуществ-

вления этого капитала» (Любищев, 1925, с. 19). Получается, что наследственность, трактуемая в данном случае как передача факторов развития, предшествует, т.е. является причиной осуществления¹. Однако полагание именно такой причинной связи между наследственностью и осуществлением представляется некорректным. С органицистской (системной) точки зрения должно быть наоборот — развитие должно определять наследственность; точнее говоря, в процессе развития задействуются те или иные элементы (факторы) наследственности. Таким образом, осуществление в причинном и логическом смысле должно рассматриваться как первичное по отношению к наследственности. С этой точки зрения факторы, обеспечивающие развитие, могут, как передаваться по наследству, т.е. быть внутренними, так и существовать вне самого организма, т.е. быть внешними, а также в процессе развития могут быть использованы оба эти способа. Таким образом, в данном случае главной проблемой является проблема природы факторов, обеспечивающих развитие.

Очень важно, что на представления в области наследственности сильнейшее влияние оказали вненаучные факторы, связанные с хозяйственной и юридической деятельностью человека. Например, какой-нибудь сквайр получил свой дом в наследство от отца, а тот, в свою очередь, от своего отца. Сам сквайр передаст дом сыну, а тот — своему сыну. Поскольку дети сквайра похожи на него самого, то по аналогии с наследством возникло представление о наследственности как о некоей субстанции (веществе, частицах), которая передаётся от родителей к детям, обеспечивая их *сходство*. Например, эту точку зрения отражает следующее определение: «под *наследственностью* принято понимать сохранение из поколения в поколение любого структурного признака в последовательности исторически связанных единств» (Матурана, Варела, 2001, с. 60). Таким образом, создаётся впечатление, что наследственность — это *совокупность структурных признаков*, передаваемая от поколения к поколению. На несколько иной оттенок этого понятия указывает определение наследственности как *свойства* «организмов

¹ Такое соотношение между развитием и наследственностью обусловлено механистическим характером естествознания. В контексте органицизма (целостного подхода) связи между частями соотносятся с целым, поэтому вместо линейной причинности наличествует круговая и сетевая причинность (Sattler, 1986).

10 Введение

обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями» (Гиляров (гл. ред.), 1986, с. 395).

Также сквайр может приобрести рояль и передать его по наследству сыну. Отсюда по аналогии возникла идея *приобретения признаков* в течение жизненного цикла и их передачи по наследству (Kammerer, 1924; Сахаров, 1952; Бляхер, 1971), которая явилась полем битвы между неodarвинистами и неоламаркистами и привела как к личным трагедиям (П. Каммерер), так и к социальным (евгенические эксперименты).

Итак, наследственность ассоциируется с *устойчивым воспроизводством* комплекса свойств или отдельных свойств. Однако в случае многоклеточных организмов признаки в готовом виде передать следующему поколению нельзя, так как следующее поколение развивается из яйца или семени, споры. В этом случае признаки *формируются* в онтогенезе. Таким образом, сам термин *наследственность*, связанный с юридическим термином *наследство*, вводит в заблуждение. Следует указать на аналогии. Так, размножение многоклеточного организма можно сопоставить с делением (размножением) клеток в онтогенезе и видообразованием (размножением видов). В случае клеток они делятся надвое, причём можно признать, что в результате такого деления каждая из дочерних клеток получает сходный набор структурных элементов. Этот процесс как раз и можно интерпретировать в терминах наследственности как передачи готовых структур следующей генерации клеток. Однако в онтогенезе в череде клеточных поколений они дифференцируются и производят различные типы клеток, хотя исходно был всего один набор структурных элементов. Таким образом, в аспекте клеточного деления в индивидуальном развитии передача следующему поколению клеток каких-то структур никак не связана со *сходством* этих структур.

Собственно говоря, и на организменном уровне наследственность нельзя связывать со сходством, так как у одних и тех же родителей потомство бывает достаточно разнообразным. Довольно часто, когда наследственность сопоставляют со сходством, то подразумевают, что в ряду поколений сохраняется лишь видовая определённость: у львов не рождаются тигрята.

В случае видообразования (размножения видов) особи, принадлежащие к новым видам, различаются по каким-то свойствам.

И, насколько мне известно, размножение видов никто не описывал в терминах специфической наследственности. Итак, несмотря на сходство процессов, размножение объектов, принадлежащих к разным структурным уровням, описывают в контексте различных концепций. Учитывая эти примеры, в концептуальном отношении следует различать производство новых поколений (размножение) и устойчивое воспроизводство структуры в череде поколений, т.е. сходство особей в ряду поколений совершенно не обязательно связано со структурами и факторами, обеспечивающими воспроизводство особей.

Рассматривая организм в процессе онтогенеза, т.е. как *морфо-процесс* (Беклемишев, 1994), в котором *организация* (форма) осуществляется в ходе *процесса*, можно представить три варианта соотношения между развитием и наследственностью.

Первый вариант соотношения между развитием и наследственностью имеет атомистический и редуccionный характер: развитие обеспечивается совокупностью материальных элементов (зачатков, факторов), которые в развитии либо преобразуются в готовые органы (зачатки), либо преобразуют материал в соответствии с заложенной в них информацией (факторы). В этом случае элементы наследственности являются *частью* развивающегося организма. Эта версия развития соотносится с концепцией наследственности, которую следует обозначить как *корпускулярную*. Напомню, что метафорический характер фразы «признаки передаются по наследству» осознают далеко не все биологи, и эта фраза при её буквальной трактовке прямо вводит в заблуждение, так как никакие признаки многоклеточных организмов в готовом виде по наследству не передаются.

По аналогии с физикой, в которой признаётся, что материя имеет два основных состояния: вещество и поле, можно предположить существование фактора развития, имеющего *полевую* природу. Источником поля может быть как сам развивающийся организм, так и внешний объект. С этой точки зрения в метафоре с домом и поколениями людей акцент следует делать не на поколениях, которым переходит дом, а на самом доме. Тогда дом — это некая устойчивая структура, а поколения людей поддерживают эту структуру в относительно неизменном (устойчивом) состоянии. В теоретическом отношении наиболее разработана концепция биоло-

12 Введение

гического поля А.Г. Гурвича. Предполагается целостность этого поля. Если рассматривать биологическое поле как исходящее из внешнего источника, то в этом случае развитие никак не связано с элементами, передаваемыми от поколения к поколению.

Третий вариант соотношения между развитием и наследственностью заключается вообще в отказе от признания существования каких-либо специфических факторов, обеспечивающих развитие. Если в первых двух вариантах предполагается наличие какой-то структуры (вещественной или полевой), то в этом случае предполагается, так сказать, первичность процесса, порождающего некую структуру.

При этом большое значение придаётся внешним условиям или внутренней активности, выступающим в качестве индукторов развития, обеспечивающих воспроизводимость процесса. С этой точки зрения в неизменных условиях должна воспроизводиться одна и та же форма (организация). Изменение внешних условий и/или изменение внутренней активности индуцирует преобразование развивающейся формы. Очередное изменение условий влечёт за собой дальнейшее преобразование формы. Возврат к предыдущим условиям означает очередное изменение условий и преобразование формы, повторяющее прежнюю форму, т.е. форму, воспроизводимую в предыдущих условиях. Нередко это явление интерпретируют как невозможность наследования приобретённых признаков². Итак, в этом варианте предполагается, что в относительно постоянных условиях воспроизводится временно устойчивая форма.

В этом случае наследственность можно трактовать, как способность процесса поддерживать устойчивость формы в череде поколений: «Под наследственностью мы понимаем процесс воспроизведения организмом его формы» (Мейстер, 1934, с. 8), или развёрнуто: «наследственность есть неотрывный от живых существ процесс воспроизведения ими в непосредственных потомках, в основном, как той органической специфичности, которая свойственна им на данном этапе их исторического развития, так и тех в ней

² Неоламаркисты возможность приобретения новых признаков и их унаследования объясняют такой схемой: изменение условий должно приводить к модификации формы; при возврате к прежним условиям модифицированная форма должна наследоваться. В контексте представлений о соотношении структуры и процесса такая схема является нелогичной.

структурных изменений, которые имели место в самом процессе воспроизведения» (Мейстер, 1934, с. 67).

Соответственно, такую концепцию развития можно обозначить как *реляционную* (Шаталкин, 2015), или как *эпигенетическую*.

Согласно материалам, полученным в исследованиях онтогенеза, по отдельности ни один из этих вариантов не может объяснить все особенности развития и воспроизводства формы. Скорее всего, для объяснения развития необходимо использовать все варианты, но каждый из них будет иметь свою ограниченную область применения. В первых трёх главах обсуждаются основные идеи этих трёх концепций развития.

Основное затруднение на пути развития теоретической биологии доставляет картезианский характер мейнстримных концепций в науке о живом на протяжении последних ста пятидесяти лет. Картезианство требует объяснять все явления посредством механизма, и такие словосочетания как «механизм эволюции», «механизм видообразования», «механизм развития» настолько въелись в сознание биологов, что от любой новой концепции непременно требуют, чтобы она продемонстрировала подтверждающий её «механизм». Иными словами, любая биологическая концепция, чтобы войти в мейнстрим, должна быть изложена на картезианском языке. Однако история физики наглядно продемонстрировала, что картезианская механика оказалась тупиковым направлением; успех был на стороне ньютонианской механики. Для успешного развития теоретической биологии необходим отказ от картезианства, так как объяснение через «механизм» не имеет перспектив. В этом отношении с органицистской точки зрения акцент следует делать на выявление трендов, закономерностей. А в отношении организаций — на корреляции частей. В четвёртой главе формулируется исследовательская программа на основе организационного подхода.

Приношу искреннюю благодарность моей жене Наталье Алексеевне Поздняковой за всемерную поддержку работы над книгой.

Глава 1

Корпускулярная концепция наследственности

Согласно классической версии детерминированность (преформированность) развития обусловлена частицами, которые в онтогенезе только растут за счёт притока веществ, достигая окончательных размеров. Согласно генетической версии детерминированность развития обусловлена внутренними материальными факторами, которые обуславливают формирование детерминированной формы из недифференцированной массы.

1.1. Преформизм

Преформистские представления характеризуются значительным разнообразием, причём нередко они комбинируются с представлениями, обозначаемыми в качестве эпигенетических.

В Новое время преформистские идеи одним из первых начал выдвигать И. де Ароматари³, который в 1625 году утверждал, что части взрослых особей уже очерчены в семенах, луковицах, яйцах (Нидхэм, 1947, с. 139).

Преформистские идеи также высказал П. Гассенди⁴ в «Своде философии Эпикура» в главе «О рождении животных». Основывался он на атомистических представлениях, причём считал, что природа структурируется благодаря взаимосвязи движений атомов, приводящей к закономерному движению. С этой же точки зрения он объяснял и формирование зародыша: «когда, говорю я, атомы или молекулы изверглись, таким образом, в результате поступательного движения из смеси, то, поскольку однородные [частицы] стекались и притягивались к однородным, те, что выделились из головы, отступили в одну [детородную] область, те же, что из гру-

³ Иосиф (Джузеппе) де Ароматари (Giuseppe degli Aromatari; 1586—1660) — итальянский ботаник, медик и писатель.

⁴ Пьер Гассенди (Pierre Gassendi; 1592—1655) — французский философ, математик, астроном, филолог и священник.

ди, — в соответствующую другую область, наконец, все остальные — в единственно соответствующие им места; таким образом сформировался наконец детёныш, похожий на то [существо], из которого истекли семена» (Гассенди, 1966, с. 225). Очевидно, что это представление сочетает преформизм с идеей пангенезиса, впоследствии сыгравшей большую роль в формировании корпускулярной концепции наследственности.

В представлении М. Мальпиги⁵ развитие интерпретировалось как развёртывание уже готовых зачатков. Для их роста необходим только приток пищи, причём этот приток может быть неравномерным, т.е. разные зачатки могут разворачиваться с разной скоростью (Нидхэм, 1947).

Концепцию преформации Н. Мальбранш⁶ выводил из двух оснований. Во-первых, это идея беспредельной делимости материи: «небольшая часть материи, которая сокрыта от наших глаз, может заключать в себе целый мир, и в нём может быть столько же предметов, как и в этом большом мире, обитаемом нами, хотя предметы эти будут меньше пропорционально всему целому» (Мальбранш, 1999, с. 72). Во-вторых, на основании, что в луковице можно различить части, которые затем образуют органы взрослого растения, он решил, что зародыши семян всех растений устроены точно также. Из этих двух оснований он выводил теорию вложения: «не будет безрассудною мысль, что в одном зародыше содержится бесчисленное множество деревьев, потому что этот зародыш заключает в себе не только то дерево, семенем которого он служит, но также множество других семян, которые все могут содержать в себе новые деревья и новые семена деревьев, содержащие, в свою очередь, быть может, в непостижимо малом виде ещё другие деревья и другие семена, столь же плодоносные, как и первые, и так до бесконечности. Стало быть, согласно этому воззрению, которое может показаться дерзким и странным лишь тем, кто измеряет чудеса бесконечного могущества Божия идеями своих чувств и своего воображения, можно было бы сказать, что в одном зародыше яблони содержатся яблони, яблоки и семена яблонь на бесконечные или почти бесконечные времена в той же самой пропорции, в какой яблоня относится к яблоне в её зародыше» (Мальбранш, 1999, с. 73).

⁵ Марчелло Мальпиги (Marcello Malpighi; 1628—1694) — итальянский биолог и врач.

⁶ Николя Мальбранш (Nicolas Malebranche; 1638—1715) — французский философ.

Этой же точки зрения придерживался и Г.В. Лейбниц⁷, который утверждал, что «вещество, устроенное премудростью Божьей, должно быть по существу своему везде организовано, и что в естественном механизме дан механизм во всех частях до бесконечности, и что существует столько оболочек и тел органических, заключённых друг в друге, что никогда невозможно было бы привести ни одного совершенно нового органического тела без всякой преформации» (Лейбниц, 1982, с. 375).

Преформисты образовали два лагеря: овистов (М. Мальпиги, Я. Сваммердам, Ш. Бонне, А. Галлер, А. Валлиснери, Л. Спалланцани), которые считали, что зачатки содержатся в яйцах, и анималькулистов (А. Левенгук, Г.В. Лейбниц), которые считали, что зачатки содержатся в сперматозоидах.

Сторонники эпигенеза выдвинули различные критические возражения. Они считали, что преформизм не в состоянии объяснить 1) появление уродств, 2) регенерацию, 3) сходство зародышей на ранних стадиях развития (Нидхэм, 1947).

Парируя эти возражения, Ш. Бонне⁸ объяснял регенерацию и вегетативное размножение тем, что «в теле животных имеются преформированные зачатки органов, использующиеся для восстановления нарушенной целостности организма» (Бляхер, 1955, с. 19). Он разработал в деталях концепцию преформации и предложил множество гипотез *ad hoc*, чтобы защитить основную идею. Принадлежа к сторонникам овизма, Ш. Бонне считал, что семенная жидкость является стимулятором начала развития яйца. Более того, для объяснения индивидуальной изменчивости и передачи отцовских признаков потомству он был вынужден допустить, что части зародыша сильно отличаются от дефинитивного облика, и они несут в себе черты вида, а не индивида. Соответственно, семенная жидкость не только запускает развитие яйца, но и оказывает различное влияние на рост частей, приближая окончательное состояние к облику отца. Влиянием семенной жидкости он также объяснял и появление уродств (Гайсинович, 1961).

⁷ Готфрид Вильгельм Лейбниц (Gottfried Wilhelm von Leibniz; 1646—1716) — саксонский философ, математик, физик, юрист, историк, дипломат, изобретатель и языковед.

⁸ Шарль Бонне (Charles Bonnet; 1720—1793) — швейцарский натуралист и философ.

Накопление эмпирических данных, противоречивших теории преформации, привело к тому, что эта теория, доминировавшая на протяжении XVII века и первой половины XVIII века, после 1750 года начала уступать свои позиции теории эпигенеза.

Разработка преформистской концепции с момента зарождения новоевропейской науки объясняется её механистическим характером. Именно преформизм согласуется с механическим устройством мира в целом и машинной концепцией особи в частности. Так, «законы механизма, взятые сами по себе, не в состоянии образовать животного там, где нет ещё ничего организованного» (Лейбниц, 1982, с. 375). С этой точки зрения «теория преформации была единственным средством сохранения универсальной механистической теории мироздания» (Нидхэм, 1947, с. 239).

Также преформизм согласуется с библейским учением о творении⁹. Это учение интерпретировалось, главным образом, так, что Бог в самом начале сотворил весь мир в неизменном виде (Гайсинович, 1961). Соответственно, предположение, что в этом мире может возникнуть нечто новое, означает, что созданный Богом мир несовершенен. В «Монадологии» Г.В. Лейбница рождение и смерть живых существ трактуются как развёртывание и свёртывание их тел, что можно интерпретировать как естественное подкрепление христианской догмы о воскресении тел. Теория вложения согласуется с протестантской доктриной о предопределении, так как предполагается, что свойства современного мира уже были предопределены при его сотворении.

1.2. Концепция пангенезиса

Идея преформации начала возрождаться во второй половине XIX века в качестве концепции наследственности. Согласно этой концепции половые продукты (семенные жидкости) образуются путём стечения особых зачатков от всех частей организма. Эта концепция являлась умозрительной и обсуждалась среди философов и натуралистов XVII–XVIII веков (П. Гассенди, П. Мопертюи, Дж. Рэй, Д. Дидро), но только Ч. Дарвин придал концепции пангенезиса характер научной гипотезы, хотя также умозрительной.

⁹ Христианство, точнее протестантизм является одной из предпосылок новоевропейской механистической науки (Поздняков, 2015).

Основываясь на материалах, описывающих влияние условий обитания, включающих изменение свойств животных и растений в новых условиях обитания, содержания и культивирования или одичание при возврате в естественные условия, на строение и физиологию особей а также не видя существенной разницы между половым и бесполом размножением и придерживаясь точки зрения К. Бернара и Р. Вирхова на функциональную независимость элементов, составляющих тело, Ч. Дарвин предложил вполне логичную гипотезу, объединяющую эти представления. Согласно его гипотезе «каждая отдельная часть всей организации сама себя воспроизводит. Таким образом яйцеклетки, сперматозоиды и пыльцевые зёрна, оплодотворённое яйцо или семя, а также и почки содержат в себе и состоят из множества зародышей, выделенных каждой отдельной частью или единицей» (Дарвин, 1951, с. 724). Итак, согласно этой гипотезе клетки отделяют от себя особые мельчайшие частицы — *геммулы*, содержащие в себе информацию о состоянии клетки в момент их отделения, размножающиеся делением и собирающиеся из всех частей особи в половые клетки, из которых развиваются особи нового поколения. Таким образом, с этой точки зрения в половые клетки стекается вся информация о строении особи, тем самым решается проблема наследования приобретённых признаков. В таком контексте «начало новым организмам дают не органы воспроизведения или почки, но единицы, из которых состоит каждая особь» (Дарвин, 1951, с. 738).

Чарльз Дарвин поддерживал выдвинутый физиологами взгляд на организм как мозаику относительно независимых частей. Поскольку эксперименты по регенерации и бесполому размножению показали, что даже из небольшой части индивида способен восстановиться целостный организм, то, по мнению Ч. Дарвина, это возможно в том случае, если геммулы присутствуют в каждой части организма: «как мы видели, физиологи утверждают, что каждая единица тела, хотя в значительной мере и зависит от других, всё же до некоторой степени независима или автономна и обладает способностью размножаться делением. Я делаю шаг дальше и предполагаю, что каждая единица отделяет от себя свободные геммулы, которые рассеяны по всей системе и при соответствующих условиях способны развиваться в такие же единицы» (Дарвин, 1951, с. 739).

Согласно дарвиновской гипотезе совокупность геммул представляет собой формативное вещество, причём геммулы обладают

избирательным сродством к тому или иному типу клеток. Таким образом, «развитие каждой геммулы зависит от соединения её с другой клеткой или единицей, развитие которой только что началось» (Дарвин, 1951, с. 742). То, что у потомства животных, у которых ампутирована какая-либо часть, эта часть развивается в нормальном виде, Ч. Дарвин объяснял тем, что геммулы размножаются и передаются в длинном ряду поколений, так что «продолжительная наследственная передача части, которая удалялась в течение многих поколений, в действительности не представляет собой аномалии, потому что геммулы, первоначально происшедшие из этой части, размножаются и передаются из поколения в поколение» (Дарвин, 1951, с. 753).

В гипотезе пангенезиса Ч. Дарвина Ю.А. Филипченко видел две составляющие, из которых «первая предполагает, что в половых клетках (а также в почках) все особенности будущего организма представлены особыми зачатками, или геммулами, являющимися единицами ниже клетки; вторая допускает, что эти геммулы отделяются от всех клеток тела и собираются с током крови в половых органах для образования яиц и живчиков» (Филипченко, 1929, с. 10). В соответствии с современными ему представлениями Ю.А. Филипченко утверждал, что вторая составляющая не может быть принята, а первая — вероятно в высокой степени.

Вариант концепции пангенезиса, несколько отличный от дарвиновского, был предложен К. Негели¹⁰ (Nägeli, 1884). Согласно его представлениям, созданным в результате исследования строения крахмальных зёрен, информация о свойствах особи сосредоточена в половых клетках в особом веществе — *идиоплазме*. Мицеллы, составляющие идиоплазму, группируются в ряды, между которыми имеются разветвлённые динамические связи. Изменение связи между мицеллами и их расположения в идиоплазме влечёт за собой изменение свойств как развивающейся особи, так и свойств её потомков. Сложность структуры идиоплазмы коррелирует со сложностью строения особи. Соответственно, каждый вид живых существ имеет свою характерную идиоплазму. Так как оплодотворённое яйцо, размножаясь, даёт все клетки особи, то в них переходит и идиоплазма. Между идиоплазмой разных клеток существует связь, которая обуславливает возможность как передачи приобре-

¹⁰ Карл Вильгельм фон Негели (Carl Wilhelm von Nägeli; 1817—1891) — немецкий ботаник и теоретик.

таемых признаков, так и бесполого размножения. В течение жизни индивида строение идиоплазмы меняется, причём изменение её строения в одном месте влечёт за собой перестройку идиоплазмы всего тела. Несмотря на то, что идиоплазма перестраивается постоянно, это изменение в строении особи может выразиться лишь после того, как накопилась определённая сумма изменений, т.е. строение особи изменяется скачками, которые осуществляются после достижения некоторого уровня (порога) изменений. Идиоплазма изменяется под действием как внутренних, так и внешних факторов, причём внутренние факторы обуславливают общий план строения и его филогенетическое развитие, а внешние раздражения обуславливают адаптивные изменения строения, которые могут быть обратимыми (Холодковский, 1923).

Дальнейшие исследования строения клетки и её ядра привели к открытию хроматина, описанного В. Флеммингом в 1870-х годах, и его хромосомной организации. Идея, что веществом (субстанцией) наследственности является именно хроматин, возникла у А. Вейсмана¹¹, которую он облёк в концепцию *зародышевой плазмы* (Weismann, 1891). Самые мелкие частицы *зародышевой плазмы биофоры*, определяющие отдельные свойства клетки, объединяются в *детерминанты*, определяющие собой типы клеток особи, так как количество детерминантов соответствует количеству типов клеток. Детерминанты объединяются в *иды*, а последние в *иданты*, которые уже можно увидеть с помощью микроскопа. Под последними имелись в виду хромосомы (Вейсман, 1905).

Постулировав деление клеток на половые и соматические и гибель последних после смерти многоклеточного организма, соответственно, предположив возможность связи поколений только посредством половых клеток, А. Вейсман предложил теорию *непрерывности зародышевой плазмы*. Он считал, что зародышевая плазма передаётся из поколения в поколения с самого начала зарождения жизни, и зародышевая плазма и соматоплазма (субстанция тела) всегда занимали различные сферы.

Основной причиной изменчивости особей является смешение зародышевых плазм двух индивидов при половом размножении, при котором возникают разнообразные комбинации детерминантов.

¹¹ Фридрих Леопольд Август Вейсман (Friedrich Leopold August Weismann; 1834—1914) — немецкий зоолог и теоретик.

Также на особь оказывают влияние различные внешние причины, причём как на соматические, так и на половые клетки. Однако в some они вызывают временные ненаследственные изменения, тогда как новым поколениям могут быть переданы лишь изменения зародышевой плазмы¹². Это представление на протяжении жизни А. Вейсмана претерпело определённую трансформацию (Winther, 2001). Так, для объяснения бесполого размножения, регенерации и некоторых других явлений А. Вейсман свою концепцию дополнял гипотезами *ad hoc*. В частности, ему пришлось допустить, что зародышевая плазма может примешиваться и к некоторым соматическим клеткам.

Сопоставляя эти три концепции наследственности (Ч. Дарвина, К. Негели и А. Вейсмана), следует отметить в них признание уменьшения влияния внешних воздействий на наследственность. Если в гипотезе пангенезиса Ч. Дарвина геммулы, так сказать, фиксировали состояние клеток в текущий момент времени и осуществляли сохранение и передачу этой информации в будущих поколениях, то в концепции зародышевой плазмы А. Вейсмана признаётся воздействие неизвестных внешних причин на зародышевую плазму, дающих непредсказуемый эффект. Связь между элементами зародышевой плазмы и сомой имеет преформистский характер. Так, по представлению А. Вейсмана детерминанты при клеточном делении оплодотворённого яйца поровну распределяются в дочерних клетках. При следующем делении каждая клетка получает чет-

¹² В одной из статей (Поздняков, 20196) на основании непроверенной информации, что А. Вейсман свои опыты с отрезанием хвоста мышам проводил в 70-х годах XIX века (Северцов, 1987, с. 19), а также на основании, что в своей критике идеи наследования приобретаемых признаков и гипотезы пангенезиса Ч. Дарвина в частности (Weismann, 1893, 1904; Вейсман, 1894), он не сослался ни разу на свои опыты с мышами, я высказал ошибочное мнение, что свои эксперименты с отрезанием хвостов А. Вейсман провёл с целью проверки гипотезы пангенезиса Ч. Дарвина. В действительности свои опыты А. Вейсман провёл в 1887–1889 годах. Направлены они были против идеи наследования приобретённых признаков, которой придерживался, в том числе, и Ч. Дарвин. Схема опыта была обусловлена тем, что экспериментально невозможно обосновать передачу по наследству особенностей, полученных путём функциональной гипертрофии или атрофии (это основная идея Ж.Б. Ламарка). Экспериментально можно проверить лишь возможность передачи по наследству увечий (Weismann, 1891). Также надо заметить, что Ч. Дарвин (1951, с. 753) парировал возможность таких опытов, указав, что геммулы размножаются и передаются из поколения в поколение.

вёртую часть детерминантов. Уменьшение количества детерминантов при делении происходит до тех пор, пока не останутся детерминанты одного сорта, которые переходят в активное состояние и формируют клетку соответствующего типа. Такая клетка при дальнейшем делении может давать клетки только такого типа, т.е. её модификация в другой тип клеток невозможна. Таким образом, с точки зрения А. Вейсмана развитие строго детерминировано, о чём говорит и сам термин *детерминант*, обозначающий «зачаток». Пассивная часть зародышевой плазмы в неизменном виде переходит в половые клетки развивающейся особи, формируя тем самым зачатковый путь и непрерывность зародышевой плазмы.

Согласно концепции А. Вейсмана в зародышевой плазме содержится столько детерминантов, «сколько во взрослом организме имеется самостоятельно и наследственно изменчивых участков, включая сюда и все стадии его развития» (Вейсман, 1905, с. 436). Например, в зародышевой плазме яйца бабочки должны содержаться детерминанты участков кожи гусеницы и участков крыла имаго.

С точки зрения А. Вейсмана детерминанты представляют собой «зачатки», изменяющиеся в процессе развития: «они должны быть жизненными единицами, способными питаться, расти и размножаться делением» (Вейсман, 1905, с. 447). Отмечая сходство своих представлений с преформизмом Ш. Бонне, он уточнял, что детерминанты не представляют собой миниатюрную форму свойств, которым нужно только вырасти в размере, но на данном этапе развития науки о живом мы ничего не знаем о тонком строении детерминантов.

Пытаясь объяснить свой взгляд на детерминанты, А. Вейсман покидает почву естествознания и начинает философствовать: «вообще должно остерегаться представления, будто “свойства” передаются по наследству. Правда, так принято говорить и так говорить и должно, раз мы имеем ввиду только “свойства” тел, а не их сущность, от которой именно и зависят их “свойства”; но детерминанты не семена отдельных свойств, но *соопределители сущности частей*, которые подлежат их влиянию» (Вейсман, 1905, с. 462). Если «свойство» – это материально выраженная особенность особи, то «сущность» отражает смысл этой особенности. С естественнонаучной точки зрения совершенно невозможно понять — как

детерминант как *материальная единица* способен «соопределять» *сущность*?

Вторым важным моментом концепции А. Вейсмана является положение «один детерминант — одно свойство»: «детерминант является для нас ничем иным, как элементом зародышевого вещества, от присутствия которого в зародыше зависит появление и специфическое развитие определённой части тела. Если бы мы могли удалить из зародышевой плазмы детерминант какой-нибудь конечности, то этой конечности не образовалось бы; если бы могли изменить его, то иначе выглядела бы и конечность» (Вейсман, 1905, с. 446). Таким образом, зародышевая плазма представляет собой сумму детерминантов, причём отдельный детерминант может отвечать даже за особенность мельчайшей детали. Строение особи в целом является *мозаичным*, что обусловлено суммативностью детерминантов и выражается в независимости как наследования особенностей (признаков), так и их развития в онтогенезе. Наличие корреляции между некоторыми признаками А. Вейсман рассматривал как случайность.

Наряду с вейсмановской концепцией зародышевой плазмы Г. де Фриз¹³ предложил свою концепцию внутриклеточного пангенезиса (Vries, 1910a). Согласно его представлению, носителями наследственных свойств являются особые материальные частицы — *пангены*, содержащиеся в ядре в пассивном состоянии. Пангены «должны расти, размножаться и распределяться по всем или почти по всем клеткам организма при делении клеток. Они или инактивны (латентны), или активны, но размножаться могут в обоих состояниях. Будучи преимущественно латентными в клетках зародышевого пути, они развивают обычно высокую активность в соматических клетках» (Фриз, 1932, с. 39).

Деятельными пангены становятся после выхода из ядра в цитоплазму, «при этом они должны были приобретать свои свойства, и именно свою способность расти и размножаться. Итак, только немногие однородные пангены имели необходимость выйти из ядра, чтобы при дальнейшем размножении сообщить свои свойства определённой части цитоплазмы. Этот процесс повторялся при каждой перемене функции протопласта, каждый раз из ядра выходи-

¹³ Гуго де Фриз (Hugo de Vries; 1848—1935) — голландский ботаник и генетик.

ли новые пангены, чтобы сделаться активными. В этом смысле вся цитоплазма состоит из выделенных ядром пангенов и их потомков» (Фриз, 1932, с. 41). Таким образом, именно пангены представляют собой жизненные единицы (морфологические структуры, построенные из множества молекул), тогда как соли, сахара, белки, по мнению Г. де Фриза, представляют собой просто водный раствор цитоплазмы. Индивидуальная изменчивость зависит от количества и соотношения пангенов. Новые свойства (видообразовательная изменчивость) появляются в результате изменения пангенов.

Основная идея пангенетического направления в концепции наследственности заключается в признании существования наследственной субстанции, включающей материальных представителей (геммулы, детерминанты, пангены) свойств индивида (Филипченко, 1929).

1.3. Гибридологический анализ

Другое направление в изучении проблемы наследственности заключалось в опытных исследованиях передачи свойств индивидов в череде поколений. Исследования проводились путём гибридизации различных сортов культурных растений, т.е. сортов, устойчивость которых поддерживается человеком в условиях разведения. В первой половине XIX века (работы О. Сажрэ) было обнаружено, что некоторые свойства сортов при скрещивании передаются потомству без изменения (без слияния в случае альтернативных признаков).

В середине XIX века Ш. Нодэн¹⁴ установил, что в первом поколении гибридов наблюдается единообразие некоторых признаков, имеющих альтернативные варианты. Во втором поколении происходит расщепление гибридов по признакам, в том числе и возврат к родительским формам, причём с каждым поколением всё больше растений возвращается к родительским типам (Сажрэ и др., 1935).

Аналогичные опыты были проведены Г. Менделем¹⁵ с большим количеством растений гороха, что позволило установить не-

¹⁴ Шарль Виктор Ноден (Charles Victor Naudin; 1815—1899) — французский ботаник.

¹⁵ Грегор Йоганн Мендель (Gregor Johann Mendel; 1822—1884) — австрийский ботаник, аббат Августинского, а затем Старобрненского монастыря.

которые количественные отношения. Главным условием проведения опытов было то, что растения должны обладать константными и хорошо различающимися признаками (Сажрэ и др., 1935). Для объяснения результатов опытов Г. Мендель предложил следующую терминологию для обозначения признаков: *доминирующие* признаки — это признаки, которые проявляются в гибридах; *рецессивные* признаки — это признаки, остающиеся латентными в гибридах. Он установил, что во втором поколении соотношение между доминирующими и рецессивными признаками в среднем составляет 3:1, однако в единичных опытах отношения нередко сильно отличались от указанного соотношения¹⁶ (Сажрэ и др., с. 249).

В третьем поколении растения с рецессивными признаками не варьировали, а из растений с доминирующими признаками «две доли дают потомков, среди которых доминирующий и рецессивный признаки распределяются в отношении 3:1, т.е. они ведут себя совершенно так же, как гибридные формы; только *одна* доля с доминирующим признаком остаётся константной» (Сажрэ и др., 1935, с. 251).

На основании полученных результатов Г. Мендель сделал и теоретические выводы, объясняющие количественные соотношения между признаками: «мы должны по необходимости принять, что при возникновении константных форм у гибридного растения объединяются совершенно одинаковые факторы. Так как *одним и тем же* растением и даже в *одном и том же* цветке этого последнего производятся различные константные формы, то будет последовательно признать, что в завязях гибридов образуется столько различных зачатковых клеток (зародышевых пузырьков) и в пыльнике столько различных пыльцевых клеток, сколько возможно *константных* комбинаций, и что эти зачатковые и пыльцевые клетки соответствуют по своим внутренним свойствам отдельным формам» (Сажрэ и др., 1935, с. 263). Тем самым был намечен подход

¹⁶ В университете на практикуме по генетике у меня соотношение между дрозофилами с разной окраской глаз получилось сильно отличающимся от ожидаемого. Когда я сообщил об этом преподавательнице, то она тихо, но внушительно мне заявила, что мой результат является браком и его нельзя засчитывать. Я как-то ступешался и не поинтересовался у сокурсников: какие у них получились результаты, а также у преподавательницы: как часто получаются результаты, отличающиеся от ожидаемых?

для подведения материальной базы под свободное комбинирование факторов.

На растениях фасоли результаты гибридизации были хуже из-за пониженной плодовитости гибридов, а в отношении окраски плодов и семян результаты получились сильно отличные от тех, которые получились в опытах с окраской гороха. Так, скрещивались формы фасоли с красно-пурпурными и белыми цветами. Гибриды вместо единообразия дали смесь окрасок — от пурпурно-красной до бледно-фиолетовой. Грегор Мендель предположил, что окраска обусловлена несколькими самостоятельными факторами, наложение которых и создаёт почти непрерывный спектр форм (Сажрэ и др., 1935). Это решение соответствует той парадигме, в контексте которой он интерпретировал результаты опытов с горохом. Недаром некоторые историки полагали, что представление о соотношении наследственных факторов сложилось у Г. Менделя ещё до проведения опытов (Гайсинович, 1988). Действительно, результаты по гибридизации фасоли в контексте сложившейся парадигмы объясняются путём незначительного дополнения исходного постулата о двух альтернативных наследственных факторах. Но результаты по гибридизации ястребинки никак не вписывались в парадигму, даже с помощью её модификации, однако отказаться от принятой парадигмы, простой и так хорошо себя зарекомендовавшей в случае гороха, Г. Мендель уже не мог.

Для объяснения явления доминирования признаков в начале XX века У. Бэтсоном и П. Пённетом была предложена гипотеза присутствия/отсутствия, в которой для альтернативных признаков вводился термин *аллеломорфа* (*аллель*). С этой точки зрения доминирующий признак проявляется в случае присутствия зачатка, а рецессивный — в случае его отсутствия. Эта гипотеза позволяла легко объяснить некоторые явления, которые крайне сложно было бы истолковать, если принять, что каждая аллель представлена своим фактором (Филипченко, 1929).

1.4. Генотип и фенотип по И. Иогансену

Вклад в дальнейшее развитие генетического понятийного аппарата внёс В. Иогансен¹⁷, который, отталкиваясь от исследований

¹⁷ Вильгельм Людвиг Иогансен (Wilhelm Ludvig Johannsen; 1857—1927) — датский биолог.

Ф. Гальтона, пришёл к представлению о *популяции* как совокупности *чистых линий* (типов): «Прежде чем толковать популяцию как единство, нужно проанализировать её биологически, чтобы выяснить её элементы, т.е. чтобы получить понятие о самостоятельных типах, уже существующих в популяции. Только тогда можно решить, возможна ли и насколько допустима единообразная трактовка» (Йогансен, 1935, с. 27). Очевидно, требуя необходимости достижения полной однородности материала, В. Йогансен всецело находился на редуccionистских позициях. Константность самостоятельных типов, как он сам заметил, возможна в случае самоопыляющихся форм. Если формы перекрёстноопыляющиеся, то выделение чистых линий невозможно.

В результате опытов по выведению («выделению») чистых линий В. Йогансен пришёл к выводу, что внешне сходные особи могут иметь разную наследственность. На этом основании для описания отношений между наследственностью и признаками тела он предложил специальные термины, которым, правда, не дал чётких определений. Термин *фенотип* понимался В. Йогансеном как статистический тип, однородный по своим внешним признакам. Термином *ген* было обозначено нечто, содержащееся в гаметах, природа которого в настоящее время неизвестна, причём предполагалось, что для каждого свойства особи существует свой отдельный ген. Отношения между генами и фенотипом признавались сложными. По фенотипу ничего нельзя сказать о генах, так как чёткие фенотипические различия могут быть между особями, не различающимися генотипически. Также генотипически различные особи могут быть очень похожи фенотипически, и «по этой причине оно [генотипическое различие] имеет огромное значение для того, чтобы чётко отделить понятие *фенотипа* (внешний тип, Erscheinungstypus) от понятия *генотипа* (Anlagetypus, можно сказать). С этим последним понятием, правда, мы не в состоянии работать — генотип чётко не предстаёт в явлении; производное понятие *генотипического различия*, однако, будет намного полезнее для нас»¹⁸. Очевидно, эти понятия означали совершенно иное, чем то,

¹⁸ «Gerade darum ist es von der größten Wichtigkeit, den Begriff *Phaenotypus* (Erscheinungstypus) von dem Begriff *Genotypus* (Anlagetypus könnte man sagen) klar zu trennen. Mit diesem letzteren Begriff werden wir allerdings nicht operieren können — ein Genotypus tritt eben nicht rein in die Erscheinung; der abgeleitete Begriff *genotypischer Unterschied* wird uns aber vielfach von Nutzen sein» (Johannsen, 1909, S. 130).

что ими обозначают современные генетики (Churchill, 1974). Два годами позже В. Иогансен дал почти современное определение: «“генотип” есть общая сумма всех “генов” в гамете или в зиготе»¹⁹.

1.5. Мутационизм

Ещё одно направление в корпускулярной концепции наследственности представляет мутационная теория возникновения стойких наследственных изменений. У этой теории, сформировавшейся на рубеже XIX–XX веков, имеются предшественники, которые обратили внимание на наличие в природе сортов, резко отличающихся от «типичной» формы. Более того, в опыте в пределах линнеевского вида А. Жордан²⁰ выделил множество стойких форм, позже получивших название элементарных видов или жорданов, в отличие от «сборных» видов или линнеевских.

В эволюционистике вскоре после выхода «Происхождения видов» Ч. Дарвина, в противовес дарвинизму, возникла концепция, основанная на ведущей роли резко отличающихся экземпляров. Первым такую концепцию предложил А. Кёлликер²¹ в *теории гетерогенного порождения* (*Theorie der heterogenen Zeugung*), согласно которой из яиц животных развиваются существа, не похожие на родителей (Кёлликер, 1864).

Подробно эту концепцию развил С.И. Коржинский²², который, как и А. Кёлликер, назвал её теорией *гетерогенезиса*. Его теория исходит из того, что «среди однородного потомства от нормальных родителей неожиданно появляются отдельные экземпляры, резко отличающиеся от всех остальных» (Коржинский, 1899а, с. 255). Особенности, характеризующие эти экземпляры, передаются по наследству без изменений, т.е. гетерогенные вариации обусловлены внутренними изменениями яйцеклетки. Однако внешние условия также играют значительную роль: «благоприятные условия

¹⁹ «A “genotype” is the sum total of all the “genes” in a gamete or in a zygote» (Johannsen, 1911, p. 132–133).

²⁰ Клод Тома Алексис Жордан (Claude Thomas Alexis Jordan; 1814—1897) — французский ботаник.

²¹ Альберт фон Кёлликер (Albert von Kölliker; 1817—1905) — швейцарский анатом, зоолог и гистолог.

²² Сергей Иванович Коржинский (1861—1900) — русский ботаник и сальтационист.

развития и хорошее питание в течение нескольких поколений, по-видимому, способствует возникновению гетерогенных вариаций, как будто нужно несколько поколений хорошего развития, чтобы в организме скопилось достаточно жизненной энергии для преодоления силы наследственности» (Коржинский, 1899а, с. 256). Из этого утверждения следует антагонизм наследственности и изменчивости: «Наследственность и изменчивость, от чего бы ни зависели их реальные причины, можно представить себе как две силы, скрытые в организме, две тенденции, находящиеся в антагонизме. При нормальных условиях, т.е. в установившихся, не расшатанных расах безусловно господствует наследственность, определяющая тождество следующих одно за другим поколений. Что же касается до тенденции изменчивости, то она не проявляется непрерывно. В течение многих поколений она должна, так сказать, накапливать энергию для того, чтобы наконец преодолеть силу наследственности и дать начало гетерогенной расе» (Коржинский, 1899б, с. 86).

Согласно С.И. Коржинскому гетерогенные вариации могут происходить во всех направлениях и во всех органах. Также гетерогенные вариации необходимо искать «среди потомства от чистых, т.е. не гибридных, и нормальных, т.е. установившихся, видов при условиях, устраняющих возможность гибридизации. Семена, полученные от таких растений, дают обыкновенно совершенно однородное потомство, вполне сходное со своими родителями» (Коржинский, 1899б, с. 75). По его мнению, гетерогенные вариации представляют собой редкое явление.

Свою теорию С.И. Коржинский противопоставлял теории Ч. Дарвина, которую он называл теорией *трансмутации*, по следующим положениям. Во-первых, в дарвинизме принимается, что изменчивость непрерывна и представлена малозаметными индивидуальными различиями. В теории гетерогенезиса изменчивость интерпретируется как внутреннее латентное свойство. Она, «сдерживаемая наследственностью, остаётся обыкновенно в скрытом состоянии, но время от времени прорывается в виде внезапных отклонений» (Коржинский, 1899а, с. 262). Во-вторых, в дарвинизме признаки интерпретируются как имеющие утилитарный характер, а в теории гетерогенезиса считается, что признаки возникают независимо от внешних условий, они могут быть как полезными, так и нейтральными. В-третьих, в дарвинизме утверждается непрерыв-

ный процесс видообразования, в котором поддерживается нормальное физиологическое состояние индивидов, а в теории гетерогенезиса «Все виды, раз сформировавшись, остаются неизменными, но временами отщепляют от себя новые формы путём гетерогенезиса. Такие вновь возникшие формы, вследствие нарушения наследственности, обладают расшатанной конституцией, что выражается в пониженной плодовитости и часто в общей слабости организма. Превращаясь в постоянные расы, новые формы постепенно восстанавливают свою конституцию» (Коржинский, 1899а, с. 263). В-четвёртых, в дарвинизме предполагается, что скорость изменений зависит от силы борьбы за существование: чем она сильнее, тем быстрее изменение. В теории гетерогенезиса признаётся противоположное соотношение: чем благоприятнее условия существования, тем больше выживает новых форм. В-пятых, в дарвинизме полагается, что борьба за существование и отбор — главные факторы эволюции, а в теории гетерогенезиса они рассматриваются как начала, враждебные эволюции, т.е. пресекающие появление новых вариаций. В-шестых, по мнению С.И. Коржинского, в дарвинизме полагается, что следствием борьбы за существование и отбора является совершенствование форм, а в теории гетерогенезиса считается, что «Если бы не было борьбы за существование, не было бы гибели возникающих или уже развившихся форм. Мир организмов разросся бы в мощное дерево, все ветви которого оставались бы в цветущем состоянии и самые отдалённые виды, являющиеся теперь изолированными, были бы связаны промежуточными формами со всеми остальными» (Коржинский, 1899а, с. 263–264). В-седьмых, в дарвинизме принимается, что прогресс (совершенствование организмов) — это способ приспособления, выражаемый в более сложном строении и достигаемый механически посредством отбора. В теории гетерогенезиса считается, что прогресс не связан с приспособлением, так как более сложные формы не всегда лучше приспособлены, чем менее сложные. Появление более сложных форм можно объяснить, если «допустить существование в организмах особой тенденции прогресса, тесно связанной или тождественной с тенденцией изменчивости и ведущей организмы, *насколько позволяют внешние условия*, к совершенствованию» (Коржинский, 1899а, с. 264). Согласно рассуждениям С.И. Коржинского, теория гетерогенезиса лучше согласуется с фактами,

чем дарвинизм. Так, не находятся постепенные переходы между видами; имеется большое количество свойств, которым невозможно дать утилитарное объяснение; бесполезные признаки более устойчивы, чем полезные; многие виды постоянны в совершенно разных условиях и с древнейших времён; наибольшее разнообразие наблюдается в центре распространения группы, а не на её периферии, где сильнее борьба за существование.

В теории С.И. Коржинского содержится очень интересная идея, касающаяся антагонизма наследственности и изменчивости, из которой вытекает несколько следствий. По сути, наследственность понималась С.И. Коржинским как устойчивость воспроизводства данной формы. Он признавал наличие тенденции прогресса, отождествлявшейся им с тенденцией изменчивости. Интерпретировать всё это можно так. Имеется тенденция к совершенствованию, но она сдерживается устойчивостью воспроизводства формы (наследственностью). Эта тенденция прорывается в качестве вариаций при определённых условиях. В качестве первого следствия можно указать на необходимость высокого уровня свободной энергии для проявления вариации. Этот уровень достигается либо при благоприятных условиях, когда на поддержание существования уходит меньше свободной энергии, либо свободная энергия должна накопиться в череде поколений. Вторым следствием является пороговый характер проявления изменчивости. Третье следствие касается решения связи устойчивости воспроизводства формы с влиянием внешней среды. Так, механоламаркисты признавали прямое или косвенное влияние среды на изменение формы. Они считали, что сначала воспроизводство формы зависит от внешних условий, но затем развивается устойчивость воспроизводства формы, т.е. возникает её независимость от внешних условий, что нелогично. Возможны два способа решения этой проблемы. Во-первых, путём отказа от признания устойчивости воспроизводства, т.е. принятие точки зрения, что форма воспроизводится устойчиво лишь в данных неизменных условиях, а при изменении условий произойдёт изменение формы, которая и будет воспроизводиться до следующей смены условий. Эта версия была принята Ю.А. Белоголовым (1915). Во-вторых, путём отказа от утверждения о зависимости воспроизводства формы от условий внешней среды. Эта версия была принята С.И. Коржинским.

В создание собственно *мутационной теории* наибольший вклад внёс Г. де Фриз, который связывал мутационную теорию с теорией видообразования. Согласно его теории *мутация* представляет собой индивидуальную вариацию — свойство, резко отличающее данный индивид от других индивидов. Сущность мутационной теории заключается в том, что виды возникают посредством спонтанных вариаций (Vries, 1909, p. 165). С этой точки зрения «каждый вид имеет своё начало и свой конец. В отношении к жизни он ведёт себя, как индивид: он рождается, проводит короткую молодость, в зрелом возрасте стоит наряду с более старыми видами как равный и после более короткого или длинного существования приходит к концу» (Фриз, 1932, с. 56).

Согласно Г. де Фризу, виды могут мутировать во всех направлениях, но существуют периоды, которые характеризуются повышенным уровнем мутабельности. Соответственно, филогенез можно изобразить в виде такой древовидной схемы, в которой от узлов (мутовок) отходит множество ветвей, из которых большинство вскоре погибает, и лишь единичные ветви дают долго живущие виды.

Гуго де Фриз насчитал три типа мутаций, соответственно, три способа формирования видов. Прогрессивные мутации обуславливают появление нового свойства. Ретрогрессивные (параллельные, или субпрогрессивные) мутации выражаются в новых комбинациях свойств. Дегрессивные мутации активизируют латентные признаки (Vries, 1910b). Прогрессивные мутации приурочены к мутационным периодам, тогда как остальные типы мутаций более или менее равномерно распределены во времени.

1.6. Хромосомная теория наследственности

Наибольший вклад в развитие логико-понятийного аппарата хромосомной теории наследственности внёс Т.Х. Морган²³. Он начинал с работ по регенерации и эмбриологии, а затем перешёл к исследованию наследственности (Музрукова, 2002). Основные работы по этой теме выполнены руководимым им коллективом на дрозофиле, которая легко содержится в лабораторных условиях,

²³ Томас Хант Морган (Thomas Hunt Morgan; 1866—1945) — американский биолог.

имеет короткий жизненный цикл, и её изменчивость охватывает большое количество разнообразных мутаций. Результаты, полученные с помощью гибридологического анализа мутантных особей, легли в основу хромосомной теории наследственности.

Цитологические исследования показали, что при делении клеток происходит удвоение и расхождение хромосом, а при мейотическом делении получают четыре клетки с гаплоидным набором хромосом. Эти явления были проинтерпретированы в качестве механизма, обеспечивающего менделевский закон расщепления гибридов (Морган, 1924).

Было обнаружено явление сцепления, или гаметической корреляции. Каждая отдельная группа сцепления была соотнесена с определённой хромосомой. Был сделан вывод, что локализация генов в одной и той же хромосоме обуславливает корреляцию между ними. Эта же локализация обуславливает отклонения от менделевского соотношения 3:1. Также выяснилось, что отклонения от этого соотношения имеют сложный характер, объяснить который можно линейным расположением генов в хромосоме и кроссинговером (перекрёстом) — обменом комплексов генов между двумя хромосомными нитями. Установить произошедший кроссинговер можно по не менее, чем двум генам. Вероятность (процент) кроссинговера зависит от расстояния между генами: чем дальше гены лежат друг от друга, тем выше процент кроссинговера. На этом основании было вычислено относительное положение генов на хромосомной нити. Аллельные гены (дающие альтернативные признаки при расщеплении) занимают одинаковые места в гомологичных хромосомах (Морган, 1924).

Группой Т.Х. Моргана было обнаружено влияние некоторых генов (модификаторов), не обладающих фенотипическим выражением, на другие гены, выражающееся в изменении их эффекта.

В отличие от В. Иогансена, Т.Х. Морган термином *ген* обозначил фрагмент вещества хромосомы. Местоположение гена в хромосоме устанавливается путём гибридологического анализа отдельных чётко выраженных свойств. Однако концепция «один ген — один признак» признаётся неверной: «Может быть не будет слишком смелым сказать, что всякое изменение зародышевой плазмы может производить в теле животного изменения во многих направлениях. Естественно, конечно, что признак, выбираемый на-

ми для наблюдения в известном случае, в целях большего удобства сопоставления, оказывается обычно наиболее бросающимся в глаза чем-либо особенно выдающимся или просто более наглядным» (Морган, 1924, с. 231). Таким образом, изменение гена затрагивает состояние многих свойств индивида. Согласно Т.Х. Моргану все признаки изменчивы, однако преобладающая доля такой изменчивости обусловлена внешним окружением, поэтому «ген сам по себе постоянен, если даже признаки варьируют» (Морган, 1924, с. 231). Также по внешнему состоянию изменчивого признака нельзя уверенно установить связь данного состояния признака с конкретным геном, так как одинаковые по выражению состояния признака могут быть обусловлены разными генами. Отсюда Т.Х. Морган сделал заключение о целостности зародышевой плазмы: один и тот же ген обуславливает проявление множества признаков, а каждый признак представляет собой результат взаимодействия множества генов.

Тем не менее, признавая целостность проявления зародышевой плазмы, Т.Х. Морган считал, что она не подрывает основы корпускулярной теории наследственности: «Самым важным моментом является здесь следующее: если даже каждый орган тела, в широком смысле, является продуктом всей зародышевой плазмы в её целом, однако сама эта плазма является построенной из элементов независимых один от другого, по крайней мере в двух отношениях, а именно: каждый из них может испытывать изменения (мутировать) вне зависимости от изменений в других, и каждая пара элементов может отделяться от других в процессах расщепления и кроссинговера» (Морган, 1924, с. 232–233). Также Т.Х. Морган не отрицал, что организм можно рассматривать как целостный объект, но он отвергал точку зрения, что целостность обеспечивается особым фактором типа энтелехии. По его мнению, целостность организма вполне может быть обеспечена целостностью зародышевой плазмы в указанном выше смысле.

По представлениям Г. де Фриза, С.И. Коржинского мутации — это фенотипически отличные от свойств родительских особей и устойчиво воспроизводящиеся в череде поколений новые свойства. На опытном материале Т.Х. Морган показал, что фенотипически одинаково выраженные мутации нередко обусловлены изменением разных генов. Из этого следовало, что понятие мутации необходи-

мо связывать не с фенотипическим проявлением, а с изменением генов. Поскольку Т.Х. Морган воспринимал ген как элементарную наследственную неделимую единицу, то он считал, что ген может измениться только целиком. Также, поскольку мутация обусловлена изменением гена, то фенотипически она могла как проявляться (в гомозиготном состоянии), так и не проявляться (в гетерозиготном состоянии). Но ситуация с варьированием мутантов оказалась ещё более сложной, для описания которой в 1926 году О. Фохтом были введены термины: *пенетрантность* — частота проявления мутантного фенотипа среди всех мутантных особей, и *экспрессивность* — степень проявления признака в мутантном фенотипе.

По мнению Т.Х. Моргана, его работы по генетике окончательно опровергли учение о наследовании приобретаемых признаков. В данном случае особый интерес представляет то, как он формулировал эту проблему. Согласно представлению Т.Х. Моргана, это учение заключается в том, «что изменения клеток тела, происходящие в течение развития или в зрелом возрасте под воздействием внешних агентов, наследственны. Другими словами, изменения в признаках клеток тела вызывают соответствующие изменения в зачатковых клетках» (Морган, 1936, с. 154). Если ранее сторонники этой концепции говорили о наследуемости приобретаемых свойств (признаков) *организма*, то Т.Х. Морган переформулировал проблему в сторону ужесточения, и речь уже пошла о приобретаемых свойствах *клеток*.

Любопытны также примеры, которыми Т.Х. Морган опровергал это учение. Приведу один из таких примеров полностью: «Если муха (*Drosophila*), имеющая зачаточные крылья (*vestigial*), скрещивается с обычной мухой с длинными крыльями, то потомство имеет длинные крылья. При разведении в себе получается отношение — три с длинными крыльями к одной с короткими крыльями. Последний тип оказывается константным в потомстве, хотя его родители и имели длинные крылья. Другими словами, признаки тела (длинные крылья) непосредственных родителей не произвели никакого действия на гены, которые дали короткокрылую муху во втором поколении» (Морган, 1936, с. 154). Получается, что появление короткокрылых мух в потомстве длиннокрылых является опровержением идеи наследования приобретаемых признаков. Логика сего довода мне совершенно непонятна.

Не касаясь истинности или ложности самой проблемы наследования приобретаемых признаков, следует сказать ещё несколько слов о характере аргументации противников этой идеи. Как правило, для опровержения идеи наследования приобретаемых признаков проблема переформулируется ими в более жёсткий вариант, причём аргументируется эта переформулировка необходимостью проверки в опытных условиях с точными контролируруемыми параметрами. Например, согласно новой формулировке проблемы требуется, чтобы внешний фактор изменил ген. Но этому условию соответствуют факты изменения генов под действием рентгеновских лучей или химических веществ. И эти изменения передаются по наследству. Почему же такие факты не признаются в качестве доказательства наследуемости приобретаемых признаков?

Представление Т.Х. Моргана о значении его хромосомной теории наследственности лучше всего передают его собственные слова: «Наши данные бросили, по меньшей мере, луч света на процессы, столь правильные и столь простые, что можно предполагать их не очень далёкими от физических изменений; а порядок величины наследственных частиц столь мал, что допускает возможность поставить их в один ряд с молекулярными явлениями. Если так, то мы легко можем оказаться на дороге в обетованную землю, где биологические явления могут рассматриваться как явления физические и химические» (Морган, 1937, с. 224). Таким образом, классическая генетика — это такое направление в биологии, в котором целью ставится сведение всех жизненных явлений к физическим.

1.7. Молекулярная генетика

История открытия структуры ДНК драматична. Учёные вполне осознавали значение установления строения вещества наследственности и следствия этого для развития биологии и медицины. В гонке за приоритет выявились следующие лидеры.

В Королевском колледже Лондонского университета (руководитель Дж. Рэндалл) работу по установлению структуры ДНК начал М. Уилкинс²⁴. Позже Дж. Рэндалл²⁵ пригласил присоединиться

²⁴ Морис Хью Фредерик Уилкинс (Maurice Hugh Frederick Wilkins; 1916—2004) — английский физик и молекулярный биолог.

к программе рентгенографии ДНК Р. Франклин²⁶, которая была первоклассным специалистом в этой области. Под руководством Р. Франклин оказался аспирант Р. Гослинг. Отношения между М. Уилкинсом и Р. Франклин не были чётко оговорены Дж. Рэндаллом, поэтому каждый из них считал себя руководителем проекта. Следствием чего была натянутость отношений, сыгравшая свою роль в дальнейших событиях.

В Кавендишской лаборатории Кембриджского университета (руководитель Л. Брэгг) установление структуры ДНК не было основной темой исследований, но этой проблемой интересовался Ф. Крик²⁷, темой диссертации которого была структура гемоглобина. Он дружил с М. Уилкинсом. Затем к лаборатории присоединился американец Дж. Уотсон²⁸, мечтавший раскрыть строение ДНК и получить нобелевскую премию.

В Калифорнийском технологическом институте Л. Полинг²⁹ построил модель альфа-спирали белка и вскоре после этого опубликовал версию спирального строения ДНК, оказавшейся неверной в деталях, но он мог обнаружить ошибку и прийти к правильной модели, что подстёгивало конкурентов.

Спиральность структуры ДНК в то время не вызывала сомнений. Основная проблема заключалась в установлении расположения нуклеотидов в цепи, и она не могла быть решена без экспериментальных данных, которые были у Р. Франклин. В гонке за победой события развивались следующим образом. С неопубликованными материалами и отчётами Р. Франклин смогли познакомиться Дж. Уотсон и Ф. Крик. Кроме того, в их распоряжении оказалась очень качественная фотография, сделанная Р. Франклин, которую Р. Гослинг передал М. Уилкинсу, а тот познакомил с ней Дж. Уотсона. Полученных материалов оказалось достаточно, чтобы уточ-

²⁵ Джон Туртон Рэндалл (John Turton Randall; 1905—1984) — английский физик и биофизик.

²⁶ Розалинд Франклин (Rosalind Franklin; 1920—1958) — английский биофизик и учёный-рентгенограф.

²⁷ Фрэнсис Крик (Francis Harry Compton Crick; 1916—2004) — английский молекулярный биолог, биофизик и нейробиолог.

²⁸ Джеймс Дьюи Уотсон (James Dewey Watson; род. 1928) — американский биолог.

²⁹ Лайнус Карл Полинг (Linus Carl Pauling; 1901—1994) — американский химик и кристаллограф.

нить детали спирали ДНК и построить правильную модель. В результате в журнале «Nature» 25 апреля 1953 года были опубликованы три статьи. Первой шла статья Дж. Уотсона и Ф. Крика, в которой описывалась модель ДНК. В конце статьи авторы указали, что их простимулировали экспериментальные результаты и идеи М. Уилкинса и Р. Франклин³⁰. Следующей шла статья М. Уилкинса с соавторами (Wilkins et al., 1953), а последней — статья Р. Франклин с Р. Гослингом (Franklin, Gosling, 1953).

Следующим шагом по установлению функционирования генов было открытие в 1961 году информационной (матричной) РНК, являющейся посредником между ДНК и белком. Тем самым было утверждено второе ключевое звено центральной догмы молекулярной биологии, касающейся реализации генетической информации: ДНК → РНК → белок, которое усложнило прежнюю схему: «один ген — один белок». Также в этом году был расшифрован генетический код.

После разработки метода секвенирования ДНК открытия посыпались одно за другим. Я укажу только наиболее важные из них, касающиеся структуры гена и организации наследственного аппарата в целом. Так, выявилось сложное строение генов, различное у прокариот и эвкариот. У прокариот геном функционально состоит из оперонов, включающих регуляторные области: промотор и терминатор и один или несколько цистронов, т.е. собственно генов, кодирующих белки. У эвкариот гены имеют мозаичное строение, т.е. транскрибируемый участок ДНК содержит экзоны — участки, копии которых составляют конечный транскрипт, и интроны — участки, удаляемые из первичного транскрипта в процессе сплайсинга. При альтернативном сплайсинге в конечный транскрипт включается только часть экзонов. Таким образом, на основе одного и того же кодирующего участка ДНК можно получить несколько разных продуктов.

Мобильные генетические элементы (МГЭ), обнаруженные Б. Мак-Клинток³¹ в конце 40-х годов, как выяснилось в 70-х годах,

³⁰ «We have also been stimulated by a knowledge of the general nature of the unpublished experimental results and ideas of Dr. M. H. F. Wilkins, Dr. R. E. Franklin and their co-workers at King's College, London» (Watson, Crick, 1953, p. 737–738).

³¹ Барбара Мак-Клинток (Barbara McClintock; 1902—1992) — американский цитогенетик.

широко распространены во всех группах живых существ. Также выяснилось, что разные виды способны обмениваться МГЭ (горизонтальный перенос генов). МГЭ играют значительную роль в жизнедеятельности различных существ. Так, у бактерий они способствуют распространению устойчивости к лекарственным веществам, создают вспышки мутагенеза (мутационные периоды) и направленную мутагенную изменчивость, контролируют генную активность, участвуют в переносе генов между разными видами бактерий. У эвкариот МГЭ чаще всего осуществляют регуляторную функцию, но также повышают мутабельность генома (Хесин, 1984).

Широкое распространение МГЭ в живом мире привело к представлению о едином генофонде всего живого мира (Хесин, 1984), а затем к эволюционной теории, в контексте которой считается, что эволюционные преобразования обеспечиваются горизонтальным переносом генов (Кордюм, 1982).

Косвенно МГЭ и неинформативные (нетранскрибируемые) последовательности привели к представлению об «эгоистичной ДНК». Согласно этой концепции живой мир составляют гены — воспроизводящиеся структуры (репликаторы), стремящиеся увеличить свою численность и строящие машины — тела для собственной защиты от неблагоприятных условий (Докинз, 2013).

Прослеживается эволюционная тенденция к увеличению размеров генома. В рамках этой тенденции увеличивается доля неинформативной (нетранскрибируемой) ДНК, которая экспрессивно обозначается как «мусорная ДНК». Такая тенденция объясняется как обусловленная автогенетическими молекулярными механизмами: репликацией структуры ДНК, дубликациями и множественными повторами, включением мобильных генетических элементов (Голубовский, 2000). По сути, это объяснение не выходит за рамки концепции «эгоистичной ДНК».

Выявлена модульная организация генома, структура и функционирование которой ещё недостаточно изучены. На хромосомном уровне такие модули рассматриваются как домены, представляющие собой единицы эпигенетической репрессии. Считается, что при хромосомных перестройках: дубликациях, делециях, транслокациях домены ведут себя как целое. Сам модуль представляет собой генную сеть — функциональную группу координированно

экспрессирующихся генов, причём «Любая генная сеть (ГС) имеет 1) группу генов (“ядро”), обеспечивающую выполнение её функций; 2) центральные регуляторы — транскрипционные факторы, организующие гены “ядра” в координированно экспрессирующие кассеты генов при взаимодействии с общими сайтами связывания их регуляторных районов; 3) рецепторы, запускающие работу ГС в ответ на внешние сигналы; 4) пути передачи сигналов с рецепторов ГС на её центральные регуляторы» (Суслов, Колчанов, 2009, с. 418). Таким образом, с этой точки зрения модули не имеют жёсткой структуры. Гены образуют модуль на функциональной основе, и в разные моменты онтогенеза они могут входить в различные генные сети. Иными словами, в онтогенезе модульная организация генома регулярно перестраивается, надо полагать, исходя из нужд развивающегося организма. Следствием функциональной обусловленности модулей является их сложная иерархическая структура, причём модули комбинируются в генных сетях.

Открыт механизм метилирования ДНК, с помощью которого подавляется активность гена. Это явление стало предметом исследования эпигенетики.

Поскольку нередко эволюция сводится к изменению каких-то свойств в череде поколений, то, считается, что её невозможно объяснить без обращения к наследственности. Поскольку популяция рассматривается как элементарная единица эволюции, то именно генетика популяций представляется как основа эволюционной теории. Главной задачей видится оценка генетической изменчивости, выражающейся в фенотипической изменчивости. Подсчитывается частота аллелей на основе закона Харди-Вайнберга; измеряется генетическое расстояние между популяциями. Оценивается приспособленность различных генотипов по количеству оставляемых ими потомков. Также большое значение придаётся дрейфу генов в самой популяции и потоку генов, связывающих данную популяцию с другими.

В последовательности ДНК были обнаружены замены нуклеотидов, не влияющие на функцию гена. На этой основе была создана теория нейтральности молекулярной эволюции М. Кимурой. Также возникло представление о молекулярных часах, позволяющих вычислить время появления тех или иных молекулярных мутаций. На этой основе началась переработка системы организмов в рамках молекулярной филогенетики.

1.8. Значение корпускулярной концепции наследственности для теории развития

Если историю корпускулярной концепции наследственности отсчитывать от работ группы Т.Х. Моргана, то эта концепция развивается немногим более ста лет. Однако за это время в ней произошли очень большие изменения. Соответственно, в течение этого времени менялось представление о роли наследственности в процессе осуществления и в эволюции. Разумеется, к настоящему времени многие из этих представлений уже устарели. Поэтому я укажу только на основные моменты, которые имеют значение и в настоящее время для понимания места корпускулярной концепции наследственности в теории индивидуального развития и в теории эволюции.

Во-первых, поскольку в контексте корпускулярной концепции считается, что наследственность состоит из элементов, проявляющих в каких-то отношениях свою независимость, то критики приводили доводы в пользу целостного характера наследственности. Так, считают, что в пользу целостности свидетельствует плейотропия. Эффект положения гена, обнаруженный ещё группой Т.Х. Моргана, также свидетельствует в пользу целостности хромосомы. В пользу целостного характера хромосомы говорит её организация в сложные функциональные блоки (Камшилов, 1934).

Ядро с хромосомным аппаратом является частью клетки, которую рассматривают как целостную систему. Соответственно, аппарат наследственности — это часть клетки (Голубовский, 2000). Исследования последних десятилетий приводят к выводу, что клетка непрерывно «мониторит» своё состояние. В процессе митоза в контрольный момент проверяется полнота репараций нарушений, и следующий этап запускается лишь после исправления всех нарушений. Если ошибки не удалось исправить, то запускается программа апоптоза (Голубовский, 2000). Поскольку в подавляющем большинстве случаев репликация ДНК — это часть процесса деления клетки, а также учитывая, что из зиготы путём деления получаются клетки, дифференцированные различным образом, то, получается, что реализация наследственной информации зависит от потребностей клетки, т.е. от целого. Таким образом, можно констатировать конфликт между представлением о мозаичной структуре

наследственности и целостным характером реализации наследственной информации.

Во-вторых, многие исследователи начала XX века указывали, что свойства индивидов по некоторым параметрам (типу изменчивости, времени появления в онтогенезе) можно разделить, по крайней мере, на две группы. На этом основании Ю.А. Филипченко (1929, 1977) предположил, что гены, находящиеся в хромосомах, могут отвечать лишь за признаки видового и внутривидового уровня. А носителями признаков родового и более высоких уровней должны быть особые зачатки.

Деление свойств на две группы может быть проведено и по другим основаниям. Так, предлагалось их разделить на «основные и поверхностные, материальные и признаки отношений, симметрии (то, что можно было бы назвать проморфологические), низших и высших систематических категорий, физиологически важные и неважные и т.д. К этому можно прибавить ещё противоположение, выдвинутое *Бэтсоном*, именно, меристические и субстантивные признаки (*Bateson, Problems of genetics, 1913*) и наконец кое-что общее имеет известное противопоставление химиками аддитивных и конститутивных свойств» (Любищев, 1925, с. 82–83). Сам А.А. Любищев противопоставлял интерференционные (признаки, получающиеся в результате взаимодействия продуктов двух или нескольких генов) и субстантивные признаки, причем последние он понимал как проморфологические признаки, т.е. как признаки плана или типа.

Менделевскую концепцию наследственности А.Г. Гурвич критиковал со следующей позиции. Основываясь на том, что наследоваться могут все свойства и процессы, специфицируемые внутренними факторами, все признаки можно разделить на две группы: видовые, которые присущи всем особям данного вида, и индивидуальные, которые демонстрируют различия между особями данного вида, а также показывают сходство между родителями и потомками. Именно вторая группа признаков является предметом анализа в менделизме, причём гибридологический анализ можно сделать лишь в том случае, если скрещиваемые особи различаются по альтернативным модальностям какого-либо признака. В результате многочисленных экспериментов получается, что «Все эти бесчисленные и разнообразные черты, с которыми оперирует менделизм,

так точно и независимо друг от друга передаваемые, как бы целиком перебрасываемые из поколения в поколение, производят, на первый взгляд, впечатление совершенно обособленных, существующих сами по себе свойств организма, отдельных зачатков, из которых будто бы и слагается весь организм и которые и исчерпывают собой “наследственность”» (Гурвич, 1914, с. 848).

Как заметил А.Г. Гурвич, конечно, с этой точки зрения можно представить, что окраска шерсти млекопитающих или форма края листовой пластинки растений может быть обусловлена особыми факторами, однако эти факторы должны воздействовать на определённый субстрат. Если в случае окраски такой фактор как пигмент и можно мысленно отделить от субстрата (волоса) и признать за ним самостоятельное существование, то в случае листовой пластинки самостоятельность фактора «зубчатости» не может быть никаким образом признана, хотя при скрещивании растений крапивы с зубчатым и гладким краем пластинки эти признаки менделируют. Таким образом, менделизм как теория наследственности ничего не может сказать о факторах, обуславливающих формирование видовых свойств (Гурвич, 1914).

Согласно современным данным, путём матричного копирования ДНК в череде поколений передаётся записанная на ней информация о структурных белках, ферментах и транскрипционных факторах, причём эта информация содержит примерно 30–40 тысяч генов и составляет у эвкариот 3–15% объёма ДНК. Образно говоря, ДНК содержит информацию о строительных и сопутствующих материалах, облегчающих построение тела в онтогенезе. Однако рост тела животных до определённого размера осуществляется путём деления клеток. По достижении необходимого размера рост должен прекратиться. Но какой фактор в нужный момент останавливает рост?

К этой же неспособности объяснить развитие организма относится и старое возражение А.Г. Гурвича против менделизма, которое является крайне актуальным и в наше время. Так, сама методика менделевского определения генов подразумевает, что по наблюдаемому результату развития делается предположение о существовании гена, определяющего этот самый результат. Таким образом, «ген “а” существует для того, чтобы предопределить появление признака “А”. Конечная цель, а не путь её осуществления служит

определением генов. А о том, что происходит между образованием набора генов в процессе оплодотворения и конечным результатом развития, теория генов ничего не говорит» (Гурвич, 1977, с. 273). Собственно, этот пробел пытается заполнить современная биология развития (evo-devo), однако объяснения в ней построены на редукционной схеме: всё объясняется, в конечном счёте, реализацией генетической информации.

Теоретически легко представить, что с помощью кодонов в ДНК можно записать любой морфологический, физиологический или этологический признак. Вот только известные механизмы считывания и реализации информации — транскрипция и трансляция — не будут в состоянии эту информацию прочесть и реализовать. Для этих целей необходимы совершенно другие механизмы. Таким образом, все морфологические и организационные структуры, т.е. структуры, характеризующиеся геометрическими параметрами, невозможно представить в качестве продуктов реализации информации, записанной в ДНК, из-за отсутствия механизмов считывания и реализации такой информации.

В-третьих, обнаружена положительная корреляция между размером генома и объёмом клетки (Connolly et al., 2008; Kladnik, 2015). Объяснить эту связь можно тем, что продукты, реализуемые на основе информации ДНК, в состоянии обеспечить потребности ограниченного объёма цитоплазмы (Токин, 1979). В пользу этого утверждения свидетельствуют факты, что если объём клетки превышает определённые размеры, то обеспечение её жизнедеятельности возможно лишь за счёт нескольких ядер. Примерами чему являются клетки поперечнополосатой мускулатуры животных, гифы многих грибов, некоторые зелёные водоросли. Также следует отметить, что метаболическая активность созревшей пыльцы крайне низкая, соответственно, объём пыльцевых клеток не связан с размером генома (Knight et al., 2010). Следует также указать, что у эвкариот отсутствует связь между сложностью строения, размером генома и количеством генов (Колчанов и др., 2004).

В-четвёртых, в контексте менделевской генетики не различаются нормальное фенотипическое выражение и патология, обусловленная дефектом одного или нескольких генов и имеющая своё фенотипическое выражение. Считается, что эти фенотипы (нормальный и патологический) являются выражением двух раз-

ных генотипов. Однако патология развивается в случае неспособности генетического аппарата обеспечить клетку каким-либо структурным белком или ферментом. Таким образом, «главное назначение генов только в этом — обеспечить жизнедеятельность клетки производством необходимых для этого функциональных молекул» (Шаталкин, 2015, с. 39).

С этой точки зрения утверждение, что гены определяют морфологические, физиологические, этологические и т.п. свойства организма, является неверным. Близкие формы живых существ различаются не составом генов, а степенью активности тех или иных генов (Шаталкин, 2015).

Следует также отметить, что в философском отношении признание только корпускулярной наследственности представляет собой абсолютизацию одного свойства индивида и не позволяет адекватно описать его функционирование среди окружения: «Всякая теория наследственности, игнорирующая наследование приобретённых признаков содержит в себе дуализм трёх видов:

1. Дуализм между зародышевой плазмой и сомой.
2. Дуализм между личностью и поколением.
3. Дуализм между организмом и внешней средой.

Здесь сказывается стремление человеческого ума создавать непроходимые пропасти между душой и телом, материей и духом, веществом и силой, человеком и животным, культурой и природой, живым и неживым, вселенной и её творцом. Повсюду и всегда человеческий разум испытывает потребность останавливаться у непроходимой границы, делать такие заключения, которые были бы удобны для мышления. Каждое тело гораздо легче мыслится вне связи с окружающими его телами. Потребность в абсолютном, непривычность и трудность относительного мышления — вот, по *Эйнштейну*, философские предпосылки того неприязненного отношения, какое встретило учение о наследовании приобретённых признаков. Если признаки, возникающие в результате взаимодействия с внешней средой, наследуются, то тогда нельзя представлять себе организм изолированным от окружающей среды, зародышевую плазму — от её среды (тела) и индивидуум — от истории его вида и расы; для ленивого и неспособного мыслить ума это составляет непосильный труд» (Каммерер, 1927, с. 149–150). И ещё одна цитата, показывающая как абсолютные противопоставления, ука-

46 Глава 1

занные в начале абзаца, могут создаваться в рамках и чисто материалистического учения: «Рассматриваю ли я тело просто как хранилище бессмертной души, или как случайную питательную среду (слова *Вейсмана!*) для бессмертной зародышевой плазмы — в обоих случаях я прихожу к дуализму. При этом создаётся впечатление, что самодовлеющая зародышевая плазма является не чем иным, как научно выраженной формой души: в самом деле, ведь ей приписывают роль *души*, обитающей в смертной *семе!*» (Каммерер, 1927, с. 151).

Итак, информация, записанная на ДНК, обеспечивает различные потребности клетки в строительных белках и ферментах, а также в различных типах РНК. Объяснить в контексте только корпускулярной концепции наследственности построение формы многоклеточного организма в процессе онтогенеза невозможно.

Глава 2

Полевая концепция развития

Физика признаётся в качестве лидирующей естественной дисциплины на протяжении последних трёхсот лет. Многие физические представления и концепции заимствуются в другие научные дисциплины, в том числе и в науку о живом. Например, в XVIII веке динамическая концепция механики И. Ньютона стала общепризнанной, и многие естественные явления объясняли с помощью понятия *силы*, что придавало таким объяснениям наукообразный характер. Науку о живом также не минула эта участь³².

В XIX веке физики начали создавать концепцию *поля*, и в настоящее время термином *поле* в физике обозначается набор значений физической величины, характеризующей протяжённое непрерывное тело в каждой её точке. Эти значения могут быть как только скалярными, так и скалярными и векторными. Во втором случае поле приобретает динамический характер, т.е. оно может изменять свою пространственную конфигурацию, а его проявления могут

³² «Силовая» терминология использовалась эволюционистами разных направлений, начиная от Ж.Б. Ламарка, который представлял причины эволюции следующим образом: «все зиждется здесь на двух существенных основах, определяющих наблюдаемые факты и истинные принципы зоологии, а именно: 1. На *силе жизни*, результатом которой является упомянутое нарастающее усложнение организации. 2. На *изменяющей причине*, следствием которой являются разрывы и разнообразные неправильные отклонения в результатах проявления силы жизни» (Ламарк, 1959, с. 131–132). Таким образом, согласно представлениям Ж.Б. Ламарка, усложнение организации обусловлено силой жизни, т.е. именно *сила жизни* является первопричиной и законом изменения организмов. Также Э. Коп считал, что ускорение и ретардацию обуславливает *сила роста* (growth-force), или *батмизм* (bathmism), от разной количества которого в различных частях зародыша зависит его дифференциация. Соответственно, изменение количества силы роста в той или иной части зародыша обуславливает преобразование дефинитивной формы (Соре, 1887). В целом, динамические представления эволюционного фактора разнообразны. Так, в этом качестве выступают *сила жизни* (Ж.Б. Ламарк, В. Вааген, А. Годри), *сила роста* (Э. Коп, Т. Эймер), *молекулярные силы* (К. Негели, Л.С. Берг) (см.: Поздняков, 2014). Если физические силы обуславливают пространственное перемещение тел, то, как считается, биологические «силы» обуславливают изменение организации в сторону её усложнения, совершенствования.

интерпретироваться в силовой терминологии. Поле — это непрерывный пространственный объект. Биологи, как правило, отождествляют *непрерывность* и *целостность*. Поэтому поле интерпретируется биологами как целостный фактор, что некорректно.

2.1. «Силовые» концепции развития

В науке о живом с применением «силовой» терминологии разрабатывали разнообразные идеи, в определённой степени зависевшие от физических концепций, но не лишённые философской составляющей, иногда значительной.

Например, Ж. Бюффон³³ предполагал, что для особей каждого вида существует *общий прототип* (*prototype général*), по которому они моделируются. Прототип является внутренней формой (*moule intérieur*), представляющей собой «силу», в соответствии с которой распределяются органические молекулы в процессе формирования особи, а также эта «сила» поддерживает в индивидах жизнь (Канавев, 1966, с. 154). Так как Ж. Бюффон признавал реальность видов, то, с этой точки зрения, принятие существования своего прототипа для каждого вида вполне логично. Очевидно также, что в данном случае термином «сила» обозначено нечто, сходное с платоновской идеей.

Следует обратить внимание на дуалистичность представлений многих мыслителей в отношении причин разнообразия. Так, сопоставление строения различных видов млекопитающих привело Ж. Бюффона к мнению, что все позвоночные созданы в соответствии с одной идеей или планом. Позже, как и остальные натуралисты своего времени, Ж. Бюффон принял принцип непрерывности в качестве методологического предписания и считал, что между растениями и животными нет существенных различий, что они устроены по одному плану и образуют единую цепь существ: «единство плана расширяется на весь органический мир, включая растения. Переход к низшим формам жизни по ступеням “лестницы” есть уже “деформация” общего плана, его искажение и обеднение. Бюффон уже не указывает на сходство (гомологию) частей, ибо такого у позвоночных с беспозвоночными и тем более с растениями по существу

³³ Жорж-Луи Леклерк, граф де Бюффон (Georges-Louis Leclerc, Comte de Buffon; 1707—1788) — французский натуралист, биолог, математик и писатель.

уже нет, но есть сходство основных функций, которые Бюффон и отмечает, — питание, развитие и воспроизведение. Единство “плана” в известной мере как бы пронизывает всю “лестницу” сверху донизу. Лестница, таким образом, рассматривается как огромный ряд вариаций всё одной и той же темы. Идея её для Бюффона сливается с идеей прототипа, единого плана органического мира» (Канаев, 1966, с. 157). Из цитаты следует, что И.И. Канаев здесь видит общность идеи *прототипа*, моделирующего индивиды в рамках одного вида, и идеи *плана*, в соответствии с которым устроены все живые существа. Но Ж. Бюффон использует в этих случаях разную терминологию, поэтому отождествление прототипа и плана представляет собой явную натяжку. Вполне очевидно, что по представлению Ж. Бюффона структуризация разнообразия обеспечивается двумя факторами.

Динамический дуализм наиболее ярко проявился в представлениях Р. Оуэна³⁴, который в ранних работах писал, что на развитие тела животного оказывают влияние две силы: общая поляризационная сила и адаптивная, или специальная организующая сила. Первая из них, «поляризационная сила, пронизывающая всё пространство, и деятельности этой силы или её состоянию, главным образом, может быть приписано сходство форм, повторение частей, черты единства организации»³⁵. Она действует как на органические, так и на неорганические тела, причём «повторение подобных сегментов в позвоночнике, а также подобных элементов позвонка, аналогично повторению подобных кристаллов как результату действия поляризационной силы на рост неорганического тела»³⁶. Так как результату действия этой силы приписывается сходство форм и единство организации животных, то именно с ней связывается представление об архетипе (Rupke, 1993, p. 244). Считается, что эта идея в оуэновских представлениях появилась благодаря влиянию школы Ф. Шеллинга, однако утверждение Р. Оуэна, что эта сила «пронизывает всё пространство», т.е. по сути, не имеет иных ис-

³⁴ Ричард Оуэн (Richard Owen; 1804—1892) — английский зоолог и палеонтолог.

³⁵ «the polarizing force pervading all space, and to the operation of which force, or mode of force, the similarity of forms, the repetition of parts, the signs of the unity of organization may be mainly ascribed» (Owen, 1848, p. 172).

³⁶ «The repetition of similar segments in a vertebral column, and of similar elements in a vertebral segment, is analogous to the repetition of similar crystals as the result of polarizing force in the growth of an inorganic body» (Owen, 1848, p. 171).

точников, кроме пространства, позволяет говорить о вписанности его взглядов в ньютоновскую картину мира.

Итак, в соответствии с ранними представлениями Р. Оуэна, поляризационная сила обеспечивает построение тела по единому плану, соответственно, она «отвечает» за сходство строения. Иными словами, она производит единообразный эффект в теле разных животных. Таким образом, её можно рассматривать как аналог ньютоновской силы тяготения, действующей одинаковым образом на все тела. О правомерности такого сопоставления говорит используемая Р. Оуэном «силовая» терминология.

Специальная организующая сила обуславливает многообразие форм живых тел. По мнению Р. Оуэна, существуют две возможные гипотезы, объясняющие её происхождение. По одной гипотезе эта сила объясняется витальными свойствами, присущими живой материи. По другой гипотезе её наличие обусловлено деятельностью витальных принципов или сил, соответствующих идеям Платона, которые дополнительны к материи и сознанию. Они могут рассматриваться как модели или формы, в которых отливается живая материя. Сам Р. Оуэн придерживался второй гипотезы. Поляризационная сила рассматривалась им как антагонистичная платоновской идее, но подавляемая ей, причём степень преобладания платоновской идеи является показателем ступени (*the index of the grade*), на которой пребывает данный вид. Здесь явно прослеживается влияние идей К.М. Бэра (см.: Camardi, 2001).

Организующая сила представляет собой форму, благодаря которой живая материя моделируется в соответствии с адаптивными требованиями конкретного вида. Эта сила сопоставляется Р. Оуэном с платоновской идеей, что вполне соответствует сложившимся представлениям о платонизме. Так, согласно платоновской космологии для каждого вида животных существует своя идея. Здесь следует напомнить о представлениях Ж. Бюффона, различавшего *план*, в соответствии с которым устроены все существа, и *прототип*, обуславливающий видовые характеристики особей.

«Силовую» терминологию применил К.Ф. Вольф³⁷ в диссертации «*Theoria generationis*» (1759 год), посвящённой развитию рас-

³⁷ Каспар Фридрих Вольф (Kaspar Friedrich Wolff; 1733—1794) — немецкий анатом и физиолог. Образование получил в Германии, затем переехал в Россию по приглашению Екатерины Великой.

тений и животных. По его представлению развитие живого тела обеспечивается *силой*: «под выражением: “*Зарождение естественного органического тела*” всеми согласно понимается образование данного тела во всех его частях и способ составления его из этих последних. Равным образом за *начало* [principio] зарождения согласно принимается та сила тела, которою осуществляется вышеуказанное образование тела» (Вольф, 1950, с. 13). С этой точки зрения развитие и рост растений обуславливает *существенная сила растения* (*vis vegetabilium essentialis*), обеспечивающая поглощение, распределение и испарение жидкостей растением. В разных растениях существенная сила проявляется в разной степени. Сила действует на растительную субстанцию, которая обладает разной способностью отвердевания: «из различного отношения между существенной силой и затвердеваемостью сока вытекает как следствие не только разное расположение всех составных частей растения и их разное строение, но и разная форма тех же частей и самого растения» (Вольф, 1950, с. 74).

Развитие животных объяснялось К.Ф. Вольфом той же существенной силой, но их развитие также нуждается и в тепле, без которого «никакие силы естественных тел не могли бы вызвать в последних изменения» (Вольф, 1950, с. 123).

Невозможно согласиться с материалистической интерпретацией представлений К.Ф. Вольфа (см.: Гайсинович, 1961). Механическая эпигенетическая интерпретация развития зародыша Р. Декартом заключалась в том, что он объяснял развитие расширением одних частей зародыша под действием тепла, их давлением на другие части, вследствие чего должно сформироваться круговое движение, а также сердце как механизм, поддерживающий перемещение частиц по зародышу (Декарт, 1934). К.Ф. Вольф предлагал совсем иную интерпретацию развития. По его наблюдению развитие куриного зародыша обусловлено поглощением питательного вещества яйца, что указывает «на существование действующей здесь силы, — силы, которая не может быть отождествлена ни с сокращением сердца и артерий, ни тем менее с зависящим от этого давлением соседних вен, ни с сжиманием последних под действием мышц» (Вольф, 1950, с. 114).

Также К.Ф. Вольф признавал наличие души: «Жизнь приписывается животному или потому, что оно мыслит, произвольно дви-

жется и таким образом действует в силу души, или потому, что путём разнообразных движений (безразлично — какого рода), происходящих в животном, в нём непрерывно поддерживается сохранность тела и увеличение. В животных наблюдается и то и другое; в растениях — исключительно второе» (Вольф, 1950, с. 185). Он прямо ссылался на связь своих представлений с идеями Г. Штала (Вольф, 1950, с. 203) и заметил, что он исследовал функции тела, которые не считал механическими, но не дал им никакого объяснения по той причине, что «занимался именно исследованием связи, существующей между машиной и жизнью, не имея в виду доискиваться дальше причин жизни, где у последней нет никаких отношений к машине» (Вольф, 1950, с. 202–203).

По мнению И.Ф. Блюменбаха³⁸, развитие зародыша обеспечивает «сила развития». По его представлению эта «сила» может рассматриваться по аналогии с силой тяжести И. Ньютона. Можно описать результаты её действия путём наблюдения, но «причина же её, совершенно так же, как причина выше названных, или любой другой, общепризнанной силы природы, остаётся для нас *qualitas occulta* (скрытое свойство)» (Дриш, 1915, с. 66). На латыни он обозначил её как *nisus* (не *vis*) *formativus*. Более точным смыслом этого латинского словосочетания будет «формирующее усилие (стремление, порыв)». Позже А. Бергсон (2001) основу жизни, обеспечивающую функционирование и развитие живых существ, обозначил именно в этом смысле — как *жизненный порыв* (*напор*).

Некоторые неовиталисты также использовали «силовую» терминологию. Так, по представлению И. Рейнке³⁹ все существующие объекты, как искусственные, так и естественные получили свою форму и строение благодаря силе, которая принуждает вещества и энергии изменяться и действовать в нужном направлении. Эту силу И. Рейнке обозначил словом *доминанта*. По его мнению доминанта представляет собой *динамический* принцип, действующий регулятивным образом: «Доминанты только дают энергии направление и потому закону сохранения сил не подлежат. Доминанта сама не может ни происходить от энергии, ни превращаться в неё. Она действует как руководитель, даёт направление силам природы, но без

³⁸ Иоганн Фридрих Блюменбах (Johann Friedrich Blumenbach; 1752—1840) — немецкий анатом, антрополог и естествоиспытатель.

³⁹ Иоганн Рейнке (Johannes Reinke; 1849 — 1931) — немецкий ботаник и теоретик.

них, сама по себе, ничего не в силах создать; действие её происходит, следовательно, также по законам причинности и в её пределах. Доминанты могут осуществлять свои цели, лишь применяя силы природы и постоянно считаясь с их незыблемыми законами» (Рейнке, 1903, с. 116).

Представления И. Рейнке о доминантах противоречивы. Так он считал, что «доминанты оказываются чем-то отвлечённым, символом явлений, точно так же, как и понятия о силе, материи, атоме и т.п.; это слово придумано для того, чтобы дать краткое обозначение при описании или объяснении существенных явлений» (Рейнке, 1903, с. 119). Однако их нельзя считать фикциями, и доминанты — это описательные выражения для явлений, в которых проявляются *направляющие силы*, т.е. доминанты могут быть познаны не сами по себе, а по своим действиям. Также он считал, что доминанты могут размножаться, и они со смертью особи прекращают своё существование: «Если когда-нибудь будет уничтожена последняя особь нарвала, то вместе с нею погибнут и доминанты этого животного без того, чтобы где-нибудь образовался им эквивалент. Потому что эквивалента между своеобразными свойствами нарвала и химической, электрической, термической и др. энергиями не существует» (Рейнке, 1903, с. 120). По сути, это эклектическая смесь несовместимых характеристик: доминанты — это *силы*, обладающие *индивидуальностью*, являющиеся *абстракцией*, но способные *размножаться и погибать*.

В отличие от учёных, использовавших «силовую» терминологию, К.М. Бэр⁴⁰ под целым понимал *сущность*. Так, большое разнообразие строения на ранних стадиях эмбриогенеза, которое сглаживается на поздних стадиях, привело его к выводу, что «не материя, но *сущность* (идея, по взгляду новой школы) возникающей животной формы управляет развитием плода» (Бэр, 1950, с. 219). Основным законом развития заключается в том, что «из гомогенного, общего постепенно возникает гетерогенное, частное» (Бэр, 1950, с. 225).

Выделение в развитии стадий, характеризующихся разной степенью дифференцировки, необходимо для установления естествен-

⁴⁰ Карл Эрнст фон Бэр (Karl Ernst von Baer, или Карл Максимович Бэр; 1792—1876) — родился в Российской империи в немецкой семье в Эстляндии (ныне Эстония), один из основоположников эмбриологии и сравнительной анатомии.

ной системы: «следует различать степень образования животного тела и тип организации. *Степень образования животного тела* состоит в большей или меньшей степени гетерогенности его элементарных составных частей и отдельных отрезков всего сложного аппарата, одним словом, в *большем гистологическом и морфологическом обособлении*» (Бэр, 1950, с. 297). По степени развития гетерогенных элементов можно оценить относительную высоту организации не только разных стадий онтогенеза одной формы, но и дефинитивных стадий различных форм. Чем более дифференцировано тело, тем выше его организация. Однако невозможно всех животных выстроить в один ряд согласно высоте их организации, так как они построены в соответствии с несколькими планами строения.

Терминологически *тип* в понимании К.М. Бэра соответствует *плану строения* в понимании Ж. Кювье: «*Типом* я называю характер расположения органических элементов и органов. Это расположение есть выражение известных основных отношений между отдельными проявлениями жизни организмов, например, между его воспринимающим и выделяющим полюсами. Тип совершенно отличен от ступени развития, таким образом один и тот же тип может охватывать разные ступени развития, и наоборот, та же самая ступень развития может быть достигнута в различных типах. *Сочетание ступени развития с типом и даёт в первую голову отдельные большие группы животных, которые названы классами*» (Бэр, 1950, с. 298–299). В соответствии с характером расположения частей он установил четыре главных типа (Haupttypen), в целом сопоставимых с четырьмя ветвями (*embranchement*) Ж. Кювье. Вариации главного типа, связанные с разными степенями образования, дают подчинённые типы, которые можно сопоставить с классами, которые, в свою очередь, «делятся на меньшие вариационные группы, которые мы называем семействами и которые отражают не только главный тип, но отражают и тип класса — с особыми модификациями, которые образуют признаки семейства. Модификации меньшей степени в этих признаках семейств дают роды. Так дело идёт и дальше, вплоть до видов и разновидностей» (Бэр, 1950, с. 314).

Итак, определяя тип как план строения, К.М. Бэр соотносил его с конкретной группой, поэтому у него получается, что каждая

группа должна иметь свой тип: «различные формы то в большей, то в меньшей степени отклоняются от главного типа (Haupttypus). Конечно, и сам тип нигде не выдержан в чистоте, но лишь в известных модификациях. Поэтому, как мне кажется, совершенно необходимо, чтобы те формы, у которых их биологический характер выражен сильнее всего, наиболее уклонялись бы от основного типа (Grundtypus)» (Бэр, 1950, с. 326). С точки зрения К.М. Бэра главный тип характеризует группу ранга типа и проявляется он на низшей ступени развития, и чем больше ступеней развития проходит эмбрион, тем дальше он удаляется от главного типа. Это отклонение от главного типа происходит не по одной линии, как оно представляется лестницей существ, а по расходящимся траекториям, обусловленным тем, что «развитие каждой отдельной определённой животной формы определяется двумя обстоятельствами: 1) прогрессирующим развитием животного тела благодаря растущему гистологическому и морфологическому обособлению; 2) последовательным образованием из общих форм более специальных» (Бэр, 1950, с. 327). Таким образом, К.М. Бэр первым предложил теорию расходящегося развития, создав тем самым предпосылки для возникновения представлений о дивергенции и филогенетическом древе.

Каждый тип как план строения осуществляется в соответствии со своим планом развития: «каждая органическая форма в отношении к её типу является тем, что она *есть*, благодаря тому способу развития, который в данном случае *имеет место*. План развития есть не что иное, как становящийся тип, и тип есть результат плана развития. Именно поэтому тип можно познать в полноте только из его способа развития. Этот последний и выявляет различия в зародышах, первоначально сходных в своих существенных чертах. Чтобы породить это многообразие, здесь должны действовать на зародыши различные условия или образовательные силы» (Бэр, 1950, с. 362). Подчинённые категории представляют собой вариации основного типа. Они воспроизводят его в расположении частей, но эти части модифицируются в разных направлениях, обусловленных приспособлением к условиям существования, например, к наземной, водной или воздушной среде.

Согласно К.М. Бэру сущность (идея), управляющая развитием зародыша, представляет собой тип, т.е. «тип каждого животного с

самого начала фиксирован в зародыше и управляет всем развитием» (Бэр, 1950, с. 315). Такой способ представления объекта следует рассматривать как соотносимый с аристотелевской концепцией гилеморфизма. Однако есть различия между аристотелевским и бэровским представлениями таксонов. Так, эйдос Аристотеля соотносится с группами видового ранга в логическом и онтологическом смыслах, что можно сопоставить с видом в биологическом смысле. К примеру можно указать на бюффоновскую внутреннюю форму (*moule intérieure*), моделирующую особи в рамках вида. В противоположность аристотелевским представлениям, К.М. Бэр рассматривал тип как сущность, сопоставляемую с группой высшего ранга.

Также К.М. Бэр разделял представления Ж. Кювье о гармонии природы и считал, что природа развивается в направлении возрастания гармонии и преобладания духовного начала. По аналогии с музыкой, он сравнивал жизненные процессы с музыкальными мыслями или темами, мыслями творения, создающими организмы. С этой же точки зрения он рассматривал и типы, подчёркивая, что «мы типы животных можем объяснить не из действия вещества, а как нечто непосредственно данное, как мысли творения, которые по собственному размеру и образу как бы по собственной мелодии и гармонии, соединяют сырые материалы» (Бэр, 1861; цит. по: Мирзоян, 2006, с. 148). Согласно этой аналогии, «тип, т.е. совокупность частей, и развитие, т.е. последовательность образования, — это то, что в музыке называется гармонией и мелодией» (Мирзоян, 2006, с. 148).

К идеям Аристотелям возводил свою концепцию Х. Дриш⁴¹. Он считал, что автономность жизненных процессов обеспечивает *энтелехия* — целостный фактор, не локализованный в пространстве и времени, за которым может быть признано интенсивное многообразие. Энтелехия не может быть измерена количественно, поэтому она не может рассматриваться как «особый вид “жизненной” энергии, присущей организмам и допустимой лишь в *потенциальной*, т.е. недоступной нашему познанию форме» (Дриш, 1915, с. 257). Так как клетка является эквипотенциальной системой, т.е. системой, способной реализовать разнообразные варианты, то энтелехия — это фактор, способствующий осуществлению лишь не-

⁴¹ Ханс Адольф Эдуард Дриш (Hans Adolf Eduard Driesch; 1867—1941) — немецкий биолог, эмбриолог и философ.

которых возможностей из их потенциального разнообразия. В процессе развития происходит дифференцировка, осуществляемая путём регуляции разнообразия в распределении элементов состава системы, т.е. энтелехия, по аналогии с термодинамикой, играет роль «демона Максвелла». Таким образом, «энтелехия Дриша именно и есть фактор, *упорядочивающий* процессы в организме без затраты энергии и потому способный ограничить сферу действия закона энтропии» (Лосский, 1922, с. 52). Энтелехия представляет собой регулирующий и упорядочивающий фактор, т.е. она только «распоряжается данными ей, но не сотворёнными ею материалами. Поэтому сторонники физико-химического объяснения жизни сотни раз ещё будут праздновать мнимую победу над витализмом, открывая, что для того или другого жизненного процесса необходима наличность какого-либо химического соединения или химического воздействия. Они упускают из виду, что доказать *необходимость* условия не значит ещё установить его *достаточность*» (Лосский, 1922, с. 52–53).

По представлению Х. Дриша энтелехия не является субстанцией, т.е. она не может рассматриваться как особое «живое вещество». Также субстанция обладает экстенсивными свойствами, а энтелехия как интенсивный фактор — неделима. В таком случае энтелехия не подчиняется причинности, которой подчиняются материальные объекты.

Поскольку, согласно Х. Дришу, энтелехия не является локализованным фактором, то она может быть только мыслима, а восприниматься могут только результаты её деятельности. Так как энтелехия — непространственный фактор, то очень трудно представить её в образе пространственного объекта. По сути у нас нет средства для образного или иного представления энтелехии. Как заметил Х. Дриш, и силу, и потенциальную энергию мы можем только мыслить и не можем их представить с помощью пространственных образов.

Чтобы ввести энтелехию в научный понятийный аппарат, Х. Дриш расширил понятие природы, включив в неё «всю объективированную действительность, состоящую как из чисто пространственных, так и из непротяжённых частей» (Дриш, 1915, с. 272). Витализм он основывал на представлении о *целом*, которое возникает при наблюдении регенерации частей после их удалении у некото-

рых животных. Подходящим техническим термином для обозначения категории, включающей в себя понятие целого, Х. Дриш предложил *индивидуальность* (Individualität). Их соотношение виделось ему следующим образом: «Наше мышление совершенно определённо сознаёт, что совокупность частей может быть для нас “целым”, мы умеем, другими словами, мыслить “целое” и находим его в действительных объектах; в этом и состоит применение категории “индивидуальности”» (Дриш, 1915, с. 271). С этой точки зрения понятие целесообразности (финальности) является частным случаем категории индивидуальности. Аналогом индивидуальности в протяжённом мире является причинность.

2.2. Теория биологического поля

Теория биологического поля активно разрабатывалась А.Г. Гурвичем⁴². К этой концепции он пришёл в процессе решения проблемы витальных факторов. А.Г. Гурвич предложил не выяснять природу этих факторов, а анализировать следствия. Если они будут подтверждаться опытным путём, то исходное предположение следует рассматривать как научную реальность. Таким образом, фактор должен рассматриваться как реальный, даже если его природу невозможно выяснить средствами, применяемыми в данное время, но результаты действия такого фактора можно исследовать имеющимися научными средствами.

На начальном этапе исследований А.Г. Гурвич выявил, что рост корешков луковицы обусловлен фактором, обеспечивающим не детерминацию процесса, а его нормировку⁴³. Так как, по его мнению, «единственным логическим выводом из современных представлений о “наследственном веществе” является строгий детерминизм процессов развития» (Гурвич, 1911, с. 153), то выявленная нормировка формообразования не может быть совместима с такой концепцией наследственности.

Согласно А.Г. Гурвичу, объектом наследственности не может рассматриваться какое-либо постоянное свойство, имеющееся у

⁴² Александр Гаврилович Гурвич (1874—1954) — русский биолог, открывший митогенетические лучи. Создатель концепции биологического поля.

⁴³ Нормировка — это выявляемая статистическими методами зависимость явления от переменного фактора (Гурвич, 1911).

предка и потомка, в их «типичной» стадии развития, так как «Мы с таким же правом можем взять объектом наследственности и любой другой, скоро преходящий этап эмбрионального развития, и приходим, таким образом, к логической необходимости признать *истинно реальным* (т.е. независимым от нашего большего или меньшего интереса к любой стадии) *объектом наследственности* — *сам процесс осуществления* типичного хода эмбрионального развития» (Гурвич, 1914, с. 856). В контексте причинного объяснения, как он заметил, «нам прежде всего надлежит выяснить вопрос о *силах*, вызывающих наблюдаемый процесс. Если нам к тому же станет известен и источник, откуда исходят силы, конечно тем лучше. Но знание лишь одного последнего нам в сущности бесполезно. Мы становимся, таким образом, по существу на динамическую точку зрения, и характер нашего исследования можно назвать динамическим учением о наследственности» (Гурвич, 1914, с. 858). В этом случае важно выяснять не «природу» самих сил, а устанавливать закономерность (специфичность) результата их действия.

На раннем этапе своих исследований А.Г. Гурвич рассматривал «динамически преформированную морфу» как нематериальный, но пространственный фактор морфогенеза (Gurwitsch, 1915, p. 769). С этой точки зрения, основываясь на эквипотенциальности клеток, можно утверждать, что судьба каждой клетки зависит не от её свойств и не от взаимодействия с соседними клетками, а от целостного фактора, причём «такая формулировка участия этого *надклеточного* фактора исчерпывает для нас всю его сущность и реальность» (Гурвич, 1944, с. 11). Также А.Г. Гурвич считал, что этот фактор действует постоянно и его действие не ограничивается пределами клеток или зародыша. Действие этого фактора определяет движение клеток зародыша таким образом, что «в течение всего формообразования клетки ориентируются при своём движении так, как если бы они притягивались некоторой “силовой поверхностью”, совпадающей с контуром окончательной поверхности зачатка. Эта силовая поверхность была названа “динамически преформированной морфой”» (Белоусов и др., 1970, с. 104). Очевидно, этот фактор имеет выраженный телеономический характер.

Позже А.Г. Гурвич предложил другое название для целостного фактора — *эмбриональное поле*. А.А. Любищев⁴⁴ считал, что это

⁴⁴ Александр Александрович Любищев (1890—1972) — русский биолог и философ; критик дарвинизма.

понятие вполне может быть включено в теорию наследственности. Для этого «достаточно предположить, что это эмбриональное поле способно быть в потенциальном состоянии, и что проблема осуществления и есть проблема актуализации потенциальной формы» (Любищев, 1925, с. 97). Потенциальная форма вводится по аналогии с потенциальной и актуальной (кинетической) энергией. По мнению А.А. Любищева, понятие потенциальной формы применимо во многих случаях. Например, в случае гомологической изменчивости.

Надо заметить, что Е.С. Смирнов⁴⁵ критиковал ранние представления А.Г. Гурвича именно за идеализм: «концепция Гурвича дуалистична: зародыш состоит из материальной основы и нематериального поля, которое тем не менее воздействует на материю» (Смирнов, 1937, с. 114). На основании собственных исследований соцветия кориандра Е.С. Смирнов пришёл к выводу, что строение и развитие соцветия этого вида можно объяснить с помощью концепции поля, источник которого находится в центре соцветия, он остаётся инвариантным в течение всего морфогенеза и действует прямолинейно. Его действие выражается в удлинении лепестковых лопастей, расположенных радиально по отношению к источнику поля, причём у таких цветков, лепестки которых способны к удлинению. Подобно А.Г. Гурвичу Е.С. Смирнов не задавался проблемой природы поля, «ограничившись его констатацией в результате морфологического анализа. Решение этого вопроса относится уже к области физиологии, в которой мы не считаем себя компетентными. Однако, мы не видим никаких оснований сомневаться в материальном характере поля и, вопреки Гурвичу, считаем необходимым трактовать наш радиальный фактор как физическое явление» (Смирнов, 1937, с. 116). Таким образом, природа поля не может быть установлена имеющимися средствами, но А.Г. Гурвич предполагал его нематериальность, а Е.С. Смирнов — материальность.

Дальнейшие исследования показали, что развитие зародыша может быть описано таким образом, что источник должен быть точечным, а его влияние на клетки должно зависеть от расстояния от источника до клеток. Также развитие некоторых структур может

⁴⁵ Евгений Сергеевич Смирнов (1898—1977) — русский биолог и теоретик; работал над проблемами эволюционистики и систематики.

быть описано так, что имеется несколько источников, а их влияние на клетки описывается с помощью закона сложения векторов с получением совокупности эквипотенциальных поверхностей. В этом случае источник следует интерпретировать в качестве действующей причины, которая получила название эмбрионального, морфогенного или биологического поля. Однако, в отличие от физических полей, биологическое поле представляет собой регулирующий принцип, так как оно не совершает работы. Соответственно, проблема носителя поля не может быть решена (Гурвич, 1944, с. 22).

По мнению А.Г. Гурвича, развитие теории поля сталкивается со следующими проблемами: 1) данная конструкция поля может быть применима лишь для отдельного отрезка онтогенеза; 2) данная конструкция поля в случае сложных организмов может быть применена для описания развития только их частей, нередко произвольно выделенных; 3) с помощью теории поля не удаётся описать поздние стадии онтогенеза; 4) теория поля не описывает внутриклеточные процессы (Гурвич, 1944, с. 22–23).

В предисловии к своей книге «Теория биологического поля» (1944 год) А.Г. Гурвич указал на «резкий поворот» своей теории. Однако оценка как собственных представлений А.Г. Гурвича, так и восприятия его представлений друзьями должна учитывать определённые моменты. Во-первых, первоначальная интерпретация А.Г. Гурвичем поля как целостного фактора является некорректной. Так, в работе, опубликованной в 1931 году, трактовку А.Г. Гурвичем целого можно понять из следующей цитаты: «элементы (клетки), составляющие эмбриональную закладку, объединены в “целое” (в коллективный предмет)» (Гурвич, 1977, с. 56). Хотя в цитате целое заключено в кавычки, однако в дальнейшем тексте оно приводится без кавычек. В этом контексте под целым понимается совокупность однородных элементов. Свойства «целого» выявляются в результате статистической обработки, причём клетка в анализируемом отношении выступает как автономный элемент. А.Г. Гурвичем обосновывается возможность перехода от детерминации к нормировке, что позволяет сделать заключение о тождественности фактора, вызывающего и детерминацию, и нормировку. Таким образом, утверждение А.Г. Гурвича о целостности биологического поля является декларативным. В соответствии с философскими

представлениями о целостности поле в трактовке А.Г. Гурвича не может быть признано целостным объектом.

Во-вторых, открытие митогенетического излучения прямо повлияло на изменение трактовки биологического поля: «Долголетняя работа над этим новым феноменом и привела нас к коренному пересмотру не только нашей первоначальной концепции поля, но и коренных представлений общей биологии, пересмотру, приведшему нас к расширенной теории поля, в которой, быть может, заложены основы будущей общей биологии» (Гурвич, 1944, с. 6). Особо следует подчеркнуть указание А.Г. Гурвича, что поглощение ультрафиолета обязательно предшествует митозу.

Однако А.Г. Гурвич сделал одну существенную оговорку. По сути, он сформулировал проблему: имеются ли у нас какие-либо средства сделать выбор в пользу одной из версий: является ли зародышевое поле надклеточным или оно представляет собой синтез клеточных полей? Ответ был отрицательным: «Альтернатива, заключённая в этом вопросе, поскольку мы имеем в виду методы научного анализа, неразрешима. В самом деле, понятие “морфа” хотя и относилось только к движениям клеток и их траекториям, не исчерпывалось в каждой данной точке клеточного комплекса вектором, определяющим локальные параметры такой траектории. То же можно сказать и относительно синтезированного актуального поля совокупности клеточных полей и, поскольку ни в том, ни в другом случае нельзя думать о возможности конструкции реального поля клеточного комплекса, не имеет смысла говорить о дилемме» (Гурвич, 1977, с. 251). Иными словами, выбор в пользу той или иной версии определяется не «методами научного анализа», а иными, уже ненаучными факторами. Надо заметить, что в начале XX века виталистические идеи активно обсуждались, и в их пользу приводилось немало доводов. Очевидно, в русле этой общей тенденции А.Г. Гурвич и трактовал свою «динамически преформированную морфу» как некий целостный нематериальный фактор. Однако через 30 лет ситуация изменилась радикально. Витализм был признан «ненаучной» теорией, и А.Г. Гурвич поменял свою трактовку поля в соответствии с мейнстримной общенаучной концепцией.

Итак, согласно новой трактовке, в случае клеток биологическое поле является универсальным. В клетках поле создаёт и поддерживает молекулярную упорядоченность. Клеточное поле анизо-

тропно, причём оно видоспецифично, что выражается в особой анизотропии поля каждого вида. Непрерывность и преемственность поля выражается в том, «что при делении клетки делится и её поле» (Гурвич, 1944, с. 27). Поскольку поле действует и за пределами клетки, то комплекс клеточных полей создаёт общее поле, причём «свойства общего поля будут определяться не только количеством входящих в данный комплекс клеток и характером их полей, но не в меньшей степени и пространственными взаимоотношениями и распределением клеток. Из этого вытекает, что свойство общего поля данного комплекса будет зависеть и от конфигурации целого» (Гурвич, 1944, с. 27). Учитывая преемственность поля при делении клеток, А.Г. Гурвич предположил, что клеточное поле связано с хроматином. Также он отказался от представления о существовании надклеточного поля.

В целом, согласно А.Г. Гурвичу, общее поле является векторным, что обусловлено взаимодействием клеточных полей, которое может быть описано с помощью геометрического сложения векторов полей клеток. Соответственно, конфигурация общего поля меняется по мере увеличения количества клеток, т.е. в процессе онтогенеза «эволюционирует лишь актуальное поле, которое, определяя бесконечно малый ближайший этап развития, является в то же время само непрерывной функцией от пройденного субстратом его воздействия пути» (Гурвич, 1944, с. 105). По мнению А.Г. Гурвича, новая версия поля позволяет преодолеть проблемы, с которыми столкнулась прежняя версия.

Также новая версия поля позволяет обойти проблему целого. Ранее утверждалось, что с помощью понятия целого описание и объяснение онтогенеза сделать гораздо проще, чем без применения этого понятия. Однако теория клеточного поля позволяет описать положение и движение отдельной клетки по отношению к другим клеткам, т.е. без применения понятия целого (Белоусов и др., 1970, с. 128).

За прошедшие тридцать лет (от статьи в журнале «Природа» 1914 года до «Теории биологического поля» 1944 года) представление А.Г. Гурвича о наследственности практически не изменилось. Так, он считал, что проблема воспроизводства видовых свойств не решена менделизмом из-за порочности его метода, так как характер аппарата наследственности следует устанавливать «не

по данным скрещивания, а лишь на основании детального анализа процесса их осуществления» (Гурвич, 1944, с. 94). Если строго придерживаться менделевских идей, то мы приходим к дуалистической концепции наследственности, когда наследование индивидуальных особенностей объясняется менделевскими факторами, а наследование видовых особенностей не может быть объяснено вообще. По мнению А.Г. Гурвича, объяснение наследования всех свойств возможно в контексте унитарной концепции наследственности: *«Не существует отдельных менделевских и основных (т.е. видовых) факторов наследственности. И если в окончательном виде проявляются два менделевских варианта, то это значит, что весь ход эмбрионального развития, приведший к их явлению, был несколько различен в том и другом случае»* (Гурвич, 1944, с. 97). С этой точки зрения исследования должны быть направлены «не к выяснению локализации гипотетических обособленных факторов, обуславливающих тот или иной менделевский вариант, а к выяснению причин и характера разновидностей всего хода эмбрионального развития, приводящих к менделевским вариантам взрослого состояния» (Гурвич, 1944, с. 98). Тогда получается, что «менделевские признаки являются как бы “пиками” или “максимумами” на общем фоне сдвига всего хода развития гетерозигот, сдвига, в своей большей части недоступного средствам анализа» (Гурвич, 1944, с. 102). По сути, представления К. Уоддингтона о креодах отражают именно эту точку зрения.

Тот факт, что яйцеклетка обладает омнипотентностью, а клетки, происходящие в результате её деления, при котором происходит передача полного комплекта генов, ограничены в своей потентности, можно объяснить двумя способами: «либо хромосомы (гены) вообще не имеют непосредственного отношения к путям детерминации и дифференцирования клеток или клеточных групп, либо в каждой клетке существует специфический для неё фактор “отбора” необходимых генов, остальные же остаются неактивными» (Гурвич, 1944, с. 96). В свете современных представлений развитие объясняется именно со второй точки зрения. Хотя «механизм» активации и дезактивации конкретных генов описан достаточно подробно, однако отсутствует общая теория. Таким образом, современная теория развития представляет собой лишь конгломерат эмпирических данных и гипотез *ad hoc*.

А.Г. Гурвич предположил, что такая унитарная концепция наследственности возможна на основе биологического поля: «Единственной специфической видовой инвариантой является клеточное поле. При этом видовая специфичность поля проявляется в характере его анизотропии» (Гурвич, 1944, с. 93). Поскольку концепция наследственности должна учитывать данные менделизма, то, по мнению А.Г. Гурвича, отношение между полем яйцеклетки и наследственным аппаратом следует толковать в пользу их отождествления, т.е. хроматин является и носителем наследственности, и источником поля. Поскольку поле имеет геометрический характер, то вариации поля должны интерпретироваться как вариации его анизотропии. Из-за геометричности поля оно является непрерывным, т.е. вариаций должно быть бесконечно много. Следовательно, концепция наследственности, основанная на понятии биологического поля, может объяснить всё биологическое разнообразие.

Принцип биологического поля предполагался А.Г. Гурвичем в качестве основы теоретической (объяснительной) биологии. Он не сомневался, что на теорию биологического поля будет наклеен виталистический ярлык и пытался защитить свои представления. А.Г. Гурвич считал, что «стремление рубрифицировать, наклеивать ярлыки на каждую теорию, является пережитком религиозных, фанатических споров прежних веков и причиняет огромный вред свободной научной мысли» (Гурвич, 1991, с. 40). В первую очередь он заметил, что какой-либо единой виталистической концепции не существует, поэтому дать точное, краткое, выразительное определение витализма невозможно. В широком смысле, по мнению А.Г. Гурвича, целью витализма является создание автономной биологии. Эта цель может быть достигнута с помощью ассоциативного метода: «Для моделирования жизненных проявлений, заведомого уникальных (т.е. встречающихся только в живых системах), мы можем и, по-видимому, должны вводить новые, не встречающиеся в неорганических науках, сочетания понятий» (Гурвич, 1991, с. 42).

Понимание естественных явлений, по мнению А.Г. Гурвича, можно интерпретировать как вывод дедуктивным путём неизбежности того, что мы хотим понять, из аксиоматических оснований. Но если в физике такие основания предоставляет эксперимент, а вывод является простой экстраполяцией, то в науке о живом экспериментальные данные представляют собой исключение. Однако, по

мнению А.Г. Гурвича, именно теория биологического поля может быть основанием для понимания биологических явлений, аналогичным физическому эксперименту. Иными словами, теория биологического поля отражает специфику жизненных проявлений, но признание универсальности поля не означает, что оно определяет все жизненные явления, так как оно имеет «значение нормирующей инварианты стерических параметров, протекающих в живых системах молекулярных процессов» (Гурвич, 1991, с. 172). Таким образом, действие поля определяет явления на низшем структурном уровне, т.е. клеточный уровень является определяющим для молекулярного уровня. В таком контексте высшие уровни, в частности, организменный, либо будут эпифеноменами, либо придётся предположить для них существование иного, независимого от биологического поля, основания для понимания явлений, происходящих на этом уровне.

Итак, в первоначальной концепции поля А.Г. Гурвич декларировал его целостность и признавал его надклеточный характер. Однако проявления поля описывались статистическими методами, основанными на законах вероятности и предполагавшими в данном отношении *автономность клеток*. Учитывая нацеленность А.Г. Гурвича на поиск универсального подхода в объяснении биологических явлений и его стремление теоретизировать в биологии по образцу физики и химии, эволюция его представлений в сторону редуccionистского объяснения жизненных явлений вполне закономерна. Учитывая указанные обстоятельства, изменение А.Г. Гурвичем трактовки биологического поля, хотя внешне и демонстрирующее собой «резкий поворот», однако внутренне представляется вполне логичным и закономерным.

Резкий внешний переход А.Г. Гурвича от целостных представлений к редуccionным без основательной критики прежних взглядов, не был понят близкими ему учёными: А.А. Любищевым, Е.С. Смирновым, В.Н. Беклемишевым. Проблема биологического поля длительное время обсуждалась в переписке между А.Г. Гурвичем и А.А. Любищевым. Касательно научности или метафизичности этого понятия А.А. Любищев заметил, что к метафизике следует относить представления, выходящие за пределы опыта. В качестве примера он привёл понятие атома, которое во времена Демокрита был метафизическим понятием, а с начала XX века стало понятием фи-

зическим. Используя аналогию с атомом, А.А. Любищев в письме к А.Г. Гурвичу, датированном 1923 годом, заметил, что понятие энтелихии Х. Дриша можно интерпретировать точно также: «если в настоящее время мы не можем построить систему биологии без энтелихии, чтобы эта система не противоречила фактам, то значит уже энтелихия перестала быть метафизическим понятием» (Любищев, Гурвич, 1998, с. 102).

Проштудировав книгу А.Г. Гурвича «Теория биологического поля», А.А. Любищев в письме к нему высказал следующие соображения. Во-первых, он не согласился с идеей А.Г. Гурвича, что хроматин является источником поля. Во-вторых, согласно А.Г. Гурвичу клеточный структурный уровень является определяющим для остальных уровней. По мнению А.А. Любищева, главным уровнем является организменный. В-третьих, в отношении онтогенеза, по мнению А.А. Любищева, определяющими могут быть не начальные, а конечные стадии. В-четвёртых, поскольку А.А. Любищев позиционировал себя в качестве платоника, то он считал, что морфогенетический фактор может быть аналогичен идее Платона, т.е. он может быть нелокальным и вневременным⁴⁶. По мнению А.А. Любищева, такая интерпретация позволяет обосновать самостоятельность биологического поля: «Какая же это независимая биологическая константа, если она целиком зависима от материального субстрата? Если упорно держаться принципа моностанциональности, то в конце концов термином “биологическое поле” мы будет просто обозначать совокупность физико-химических сил, т.е. вернёмся к самому банальному механизму» (Любищев, Гурвич, 1998, с. 171).

Учитывая тот момент, что в процессе онтогенеза организм ведёт себя как целостный объект, П.Г. Светлов⁴⁷ предположил, что «единственной рабочей концепцией для целостного причинного изучения хода онтогенеза является идея поля» (Светлов, 1964, с. 16). Принимая положение, что потенциал данной точки любого физического поля есть функция от её положения в поле как целом, он сделал вывод, что именно концепция поля в состоянии обеспечить описание развития организма как целостного объекта. По мнению

⁴⁶ Однако в этом случае его нельзя рассматривать в качестве фактора, аналогичного фундаментальным физическим полям.

⁴⁷ Павел Григорьевич Светлов (1892—1976) — российский эмбриолог.

П.Г. Светлова, именно эта концепция была применена А.Г. Гурвичем к описанию развития зародыша, причём «об источниках поля А.Г. Гурвич писал мало и неохотно, что и послужило главным мотивом делаемых ему упреков в “метафизике”. На самом деле умолчание об источниках морфогенетического поля следует, скорее, рассматривать как разумное воздержание от недостаточно обоснованных гипотез. Вспомним, что источники столь всем знакомого из практики гравитационного поля — до сих пор неизвестны, но вряд ли кто-нибудь думает, что научное объяснение явлений тяготения мыслимо лишь путём обращения к метафизике» (Светлов, 1964, с. 17). Однако концепция поля хорошо объясняет развитие объекта в случае, если развитие имеет целостный характер. Если же развитие объекта в той или иной мере имеет мозаичные черты, то тогда для объяснения приходится использовать представление о наличии нескольких автономных, не взаимодействующих друг с другом полей, аналогии чему нет ни в физике, ни в математике. По мнению П.Г. Светлова, объяснение мозаичного развития, а также тератологии является главной проблемой, которую не в состоянии решить концепция поля.

В своём обзоре развития теории биологического поля Л.В. Белоусов⁴⁸ заметил, что эта теория направлена на поиск простого инвариантного закона. По его мнению перспективы развития теории биологического поля «сводятся к созданию конструкций инвариантных ведущих факторов для самых разнообразных биологических процессов, протекающих на клеточном или молекулярном уровнях или на обоих этих уровнях сразу. Если такие конструкции будут успешно созданы, то для морфогенеза это будет равносильно тому, что мы научимся предсказывать, исходя из некоторых начальных условий, течение процессов в развивающемся зародыше, подобно тому как это уже сейчас достижимо в некоторых случаях при помощи актуальных полей» (Белоусов, 1963, с. 115). Таким образом, по аналогии с механикой в контексте теории биологического поля задача должна заключаться в поиске начального (стартового) фактора, позволяющего с учётом начальных условий вывести специфический результат. По сути, Л.В. Белоусов рассматривал эмбриологию как *механику* развития, которая должна основываться на принципах физической динамики И. Ньютона. Себе в за-

⁴⁸ Лев Владимирович Белоусов (1935—2017) — российский эмбриолог.

слугу он ставил дальнейшее развитие теории биологического поля в рамках морфомеханического подхода (Белоусов, 2006, 2008, 2009, 2012).

Представление о биологическом поле Б.С. Кузин⁴⁹ попытался распространить на видовой уровень. Он отметил, что поведение особей можно разделить на две категории. В одном случае деятельность особи направлена на удовлетворение её личных потребностей, в другом случае — на удовлетворение потребностей коллектива. Например, деятельность общественных насекомых направлена на обеспечение потребностей колонии как целого, причём отсутствует централизованное руководство поведением отдельных особей. По мнению Б.С. Кузина, объяснение этой деятельности возможно с помощью понятия биологического поля. Поскольку действие поля имеет характер нормировки, то и на видовом уровне его действие должно описываться статистически (Кузин, 1992).

По аналогии с эмбриональным полем, конфигурация которого меняется по мере развития зародыша, видовое поле также должно меняться в процессе филогенеза. Б.С. Кузин считал, что понятие поля не связано с понятием целесообразности: «принцип поля может служить только для понимания механизма процессов органического развития и регуляции, а не их смысла, который не постигается вне категории цели» (Кузин, 1992, с. 161).

В заключение этого раздела следует подчеркнуть, что теория биологического поля А.Г. Гурвича, строившаяся по аналогии с физическими полями, вполне закономерно претерпела эволюцию от холизма до редуccionизма. В наше время Л.В. Белоусов открыто утверждал, что теория биологического поля имеет механистический характер. В отличие от концепции А.Г. Гурвича, идеи А.А. Любищева и Б.С. Кузина не характеризуются ясностью, точнее будет сказать, для выражения своих идей они выбрали не тот термин, так как следовало бы говорить не о поле, а об эйдосе. Теория биологического поля в трактовке А.Г. Гурвича может быть применена как полезная методологическая конструкция, однако прогностическая возможность этой теории невелика, хотя нельзя исключать, что принципы, лежащие в основе организации живых существ, не допускают прямолинейного толкования.

⁴⁹ Борис Сергеевич Кузин (1903—1973) — русский биолог и теоретик; сторонник ламаркизма и типологической систематики.

2.3. Теория морфогенетического поля

Поле может трактоваться не только в динамическом, но и в скалярном (градиентном) смысле, т.е. когда тело характеризуется некоторой величиной в любой своей точке, причём значение этой величины закономерно изменяется в выделенных направлениях. В эмбриологии градиентная концепция поля разрабатывалась параллельно динамической концепции поля.

Так, в основе концепции Ч.М. Чайлда⁵⁰ лежит представление о существовании в организме метаболического градиента, который ассоциируется с материальным градиентом: «Такие метаболические градиенты, я считаю, есть самое простое выражение физиологического единства и порядка в живой протоплазме, и в то же время они являются самой простой и основной формой органических осей так называемой полярности и симметрии и отправной точкой таинственной “организации”. Они являются факторами, определяющими направление роста и дифференциации и поэтому являются основой геометрических пространственных отношений и временных последовательностей, которые возникают в процессе развития индивида»⁵¹. В общем, этот градиент отражает физиологическую активность, точнее интенсивность обмена веществ, которая проявляется в интенсивности функционирования, роста, дифференциации, регулятивных процессов и может быть определена различными физиологическими методами (Светлов, 1978).

По мнению Ч.М. Чайлда, концепция поля в эмбриологии имеет формальное значение, поскольку ссылка на поле указывает лишь на определённый порядок возможностей или потенций в некоторой области, но не даёт никакой информации в отношении условий, определяющих реализацию потенций. Концепция поля подразумевает какой-то упорядочивающий или контролирующий фактор, од-

⁵⁰ Чарлз Мэннинг Чайлд (Charles Manning Child; 1869—1954) — американский биолог.

⁵¹ «Such metabolic gradients are, I believe, the simplest expression of physiological unity and order in living protoplasm, and at the same time they are the simplest and primary form of the organic axes of so-called polarity and symmetry and the starting-point of the mysterious “organization”. They are factors in determining the direction of growth and differentiation and so are the basis of the geometrical space relations and the sequences in time which arise during the development of the individual» (Child, 1915, p. 35–36).

нако потенциальное поле и поле фактической дифференцировки не тождественны. В какой-то степени проблему можно свести к соотношению между полем и системой градиентов. В этом случае экспериментальные данные говорят в пользу того, что поле в наиболее общих формах представляет собой градиентную систему (Child, 1941).

Сведение морфогенетического поля к градиентной системе, т.е. представление метаболизма как фундаментального фактора развития критиковалось некоторыми биологами. Одни из них утверждали, что нет никакой связи между формативными процессами и метаболизмом (Shearer, 1930), другие утверждали, что метаболическая активность является результатом формативного процесса (Parker, 1929). Очевидно, принятие той или иной трактовки связано с установлением места метаболической активности в ряду причинно-следственной цепи. Так, Ч.М. Чайлд в экспериментальных условиях с помощью химических веществ, как замедляющих, так и ускоряющих развитие отдельных областей, т.е. регулирующих метаболическую активность, получил уродливые формы, у которых нарушены пропорции частей. На этом основании он сделал вывод, что результатом изменения метаболической активности является изменение характера дифференцировки. Согласно Ч.М. Чайлду, без указания природы поля, т.е. без указания источника энергии поля, фактора, изменяющего энергию поля, концепция поля приобретает мистический характер (Child, 1941). Однако, описательная форма совершенно не обязательно должна отражать реальную динамическую картину. Дж. Паркер привёл пример с фабрикой, на которой можно обнаружить градиенты, но из этого нельзя делать вывод, что именно эти градиенты организуют фабричное производство. Прямой интерпретация описательной формы как реальной движущей силы морфогенеза есть иллюзия (Parker, 1929).

Как прежде предполагалось, поле представляет собой систему, все точки которой связаны и находятся в равновесии. Изменение активности в какой-либо точке влечёт за собой изменение активности в других точках с установлением нового равновесия (Huxley, Beer, 1963). В отличие от этой классической трактовки, в современном понимании морфогенетическое поле связывается с клетками, точнее с группой клеток, образующих конкретную структуру. Если в эту структуру мигрируют извне другие клетки, то они не

интерпретируются в качестве элементов поля. Таким образом, морфогенетическое поле трактуется как имеющее чёткие границы и продуцируемое клетками (Davidson, 1993), градиент которого задаётся молекулярным субстратом (Robertis et al., 1991). С учётом проявляемых целостных свойств поле определяется как область развивающегося организма с эмерджентным режимом, в общем обусловленным свойством групп клеток (Attalah et al., 2004). Соотношение классической и современной трактовки может быть проинтерпретировано как соотношение первичного поля, обуславливающего развитие зародыша на ранних стадиях, и вторичных полей, обуславливающих развитие органов на более поздних стадиях онтогенеза. Согласно одной из версий, такой характер морфогенетического поля объясняется его ограниченным радиусом действия, не превышающим 1 мм (Белинцев, 1991).

Концепция поля может применяться не только в эмбриологии, но и в морфологии — в сравнительном анализе взрослых форм, хотя в этом случае сам термин *поле* не используется. Так, Дарси Томпсон⁵² применил координатный метод (координатную сетку) для сравнения очертаний форм. Например, исходную сетку с квадратными ячейками путём растяжения вдоль какой-нибудь оси можно превратить в сетку с прямоугольными ячейками. Если в исходную сетку вписать какую-нибудь фигуру, то путём растяжения сетки фигуру можно модифицировать так, что она станет похожа на другую фигуру, например, внешний контур особи одного вида после деформации будет схож с внешним контуром особи другого вида. Способ деформации можно усложнить, т.е. растяжение может быть неравномерным, либо прямоугольную сетку можно деформировать в косоугольную или радиальную (Thompson, 1917).

На многочисленных конкретных примерах Дарси Томпсон показал, что с помощью его подхода легко выявляется геометрическая связь между разными близкими формами. В некоторых случаях приходилось делать сложное преобразование сеток. Дарси Томпсон использовал плоские преобразования, но возможно анализировать формы и в трёхмерных координатах. Согласно его результатам, при преобразовании объём тела практически не изменяется, так как увеличение размера в одном направлении компенсируется

⁵² Дарси Томпсон (D'Arcy Wentworth Thompson; 1860—1948) — шотландский биолог и математик.

сжатием в другом направлении. Дарси Томпсон объяснял такую зависимость принципом баланса органов, или компенсации частей (Thompson, 1917).

Метод, предложенный Дарси Томпсоном, в настоящее время в модернизированном виде применяется в геометрической морфометрии (Bookstein, 1991; Dryden, Mardia, 1998; Zelditch et al., 2004; Васильев и др., 2018). Если рассматривать концепцию поля лишь как модель, позволяющую описать изменение формы, т.е. как конструкцию векторов, позволяющих из одной формы получить другую, то такая концепция находит широкое применение в различных областях науки о живом (Белоусов 1971; Черданцев, 2003).

2.4. Природа биологического поля

Попытки высказаться в отношении природы биологического или морфогенетического поля встречаются достаточно редко. В большинстве своём концепция поля признаётся как полезная методологическая конструкция. Реже, как, например, А.Г. Гурвич на раннем этапе признавал биологическое поле как реальность, но считал, что имеющимися в распоряжении учёных средствами никаких заключений о его природе нельзя сделать. Поскольку полагается, что градиентные поля создаются градиентом концентрации химических веществ, то вопрос о природе поля может быть поставлен лишь в отношении динамических полей. В физическом отношении во внимание могут быть приняты лишь гравитационное и электромагнитное поля, но, очевидно, судя по проявлениям, биологическое поле свести к ним невозможно. В данной ситуации единственным выходом является предположение, что биологическое поле имеет какую-то иную, свою собственную природу. Однако поддержать эту точку зрения в современном научном сообществе означает подвергнуться обвинению в псевдонаучности и остракизму. Но некоторые исследователи, нацеленные на поиск истины, не испугались крика беотийцев и предложили гипотезы, касающиеся природы биологического поля.

Одним из таких исследователей является Р. Шелдрейк⁵³. Согласно его идеям, на объяснение морфогенеза претендуют три раз-

⁵³ Альфред Руперт Шелдрейк (Alfred Rupert Sheldrake; род. 1942) — британский биохимик и физиолог растений.

личные концепции: механистическая, виталистическая и организмическая. В контексте механистической концепции морфогенез не может быть полностью объяснён, так как согласно этой концепции морфогенез и другие жизненные явления полностью должны быть объяснены на основе информации, заключённой в ДНК. Однако, как заметил Р. Шелдрейк, на этом основании необъяснимы врожденное инстинктивное поведение и человеческая умственная деятельность. Более того, в некоторых физических концепциях наблюдателю придаётся ключевое значение, т.е. характеристики объекта определяются при обращении к уму наблюдателя. Таким образом, ум наблюдателя — это элемент, с помощью которого объясняются физические явления. Иными словами, мир необъясним на основании строгой механистической концепции.

Физические характеристики объектов представляют собой параметры, которые можно оценить количественно. Отношения между такими параметрами можно отразить с помощью формул. Однако форму органических тел невозможно выразить количественно. В данном случае Р. Шелдрейк указывает на противопоставление *чисел* и *форм*. Так, пространственную характеристику естественных тел проще и нагляднее выразить с помощью форм. А изменение формы тел обозначается с помощью характерного термина: *трансформация*.

Итак, согласно организмической концепции все естественные объекты образуют иерархические сети. Соответственно, морфогенетические поля также образуют сложную иерархическую структуру, обеспечивающую образование и стабильность всех естественных систем, начиная от атомов. Взаимодействие между элементами такой структуры осуществляется посредством полей, причём морфогенетическое поле высшего уровня влияет на морфогенетические поля более низких уровней, т.е. влияния направлены от высших уровней к низшим. Морфогенетические поля следует интерпретировать как вероятностные структуры. В данном случае подразумевается, что поле высшего уровня изменяет вероятность событий, происходящих на низших уровнях. Таким образом, морфогенетические поля играют роль демона Максвелла.

Формализуя это представление, Р. Шелдрейк ввёл понятие формативной причинности, подразумевающей, что морфогенетические поля являются причиной развития и стабильности форм и

структур биологических и физических объектов на всех уровнях сложности. Формативная причинность вводится Р. Шелдрейком в качестве противопоставления энергетической причинности, когда движение объектов описывается в терминах кинетической и потенциальной энергий. Однако формативная и энергетическая причинности не являются альтернативами, так как для объяснения перемен необходимо применять и ту, и другую причинность. В терминах энергетической причинности невозможно полное описание биологических явлений. Хотя морфогенетические поля неэнергетичны, однако они влияют на развитие объектов.

Ещё одно различие между формативной и энергетической причинностями заключается в следующем. В контексте механистической концепции формы определяются физическими законами, причём «фундаментальные физические принципы во времени предшествуют реально существующим (актуальным) формам вещей» (Шелдрейк, 2005, с. 124). Таким образом, зная физические принципы, можно теоретически вычислить параметры формы, например, тип формы кристалла. Это соображение может быть применено и по отношению к форме живых существ. Можно ожидать, что по различию в составе ДНК можно было бы вычислить и различия формы существ. Иными словами, можно было бы вычислить как та или иная мутация скажется на форме. Однако, как утверждает Р. Шелдрейк, таких попыток никем не делалось. В противоположность механистической концепции в контексте концепции формативной причинности «формы сложной химической или биологической системы не могут однозначно определяться известными законами физики. Эти законы допускают существование диапазона возможностей, между которыми выбирают формирующие причины. Постоянство и повторяемость форм объясняются повторяющейся ассоциацией одного и того же типа морфогенетического поля с физико-химической системой данного типа» (Шелдрейк, 2005, с. 125). В таком контексте Р. Шелдрейк отвергает платоновскую идею об извечном существовании морфогенетических полей (форм) и существовании в латентном виде всех форм живых существ.

Надо сказать ещё об одном моменте. Если о действии гравитационного и электромагнитного полей мы можем судить с помощью вызываемых ими эффектов, то следует признать, что и о морфоген-

нетических полях мы можем судить по вызываемым ими эффектам. В своё время гравитационное и электромагнитное поля были включены в состав материальных объектов за счёт расширения понятия материи. Чтобы включить в научный оборот концепцию морфогенетического поля также надо расширить понятие материи: «Подобно этому, морфогенетические поля есть пространственные структуры, обнаруживаемые только по их морфогенетическому действию на материальные системы; они также могут рассматриваться как аспекты материи, если определение материи ещё более расширяется, чтобы включить и их» (Шелдрейк, 2005, с. 95).

Итак, согласно Р. Шелдрейку «Химические и биологические формы повторяются не потому, что они определяются неизменными законами или вечными формами, но из-за *причинного влияния прошлых подобных форм*» (Шелдрейк, 2005, с. 125–126). С этой точки зрения процесс представляется в следующем виде. Формирующаяся система первоначально принимает одну из возможных форм. Затем реализовавшаяся форма влияет на подобные формирующиеся системы, которые будут принимать именно эту форму, а не какую-то другую. В принципе такая постановка проблемы говорит о том, что мы имеем дело не с полевым, а с реляционным типом наследственности, что ясно из дальнейших пояснений Р. Шелдрейка.

Влияние форм на воспроизводство подобных систем Р. Шелдрейк поясняет с помощью аналогии резонанса. Принимается, что системы обладают избирательностью, т.е. конкретная система из набора частот реагирует на определённую частоту, совпадающую с частотой колебаний самой системы. По аналогии принимается, что некая система приобретает определённую форму в силу совпадения характеристик самой системы с данной формой. Для обозначения этого процесса Р. Шелдрейк предлагает термин: *морфический резонанс*. Если посредством репликации ДНК происходит передача информации о химических веществах, необходимых для построения живого существа, то посредством морфического резонанса происходит наследование формы.

Неэнергетичность морфогенетических полей означает их внепространственность и вневременность, т.е. пространственные объекты и расстояния и временные промежутки не сказываются на их эффективности. В отношении времени Р. Шелдрейк для простоты

принимает, что при морфическом резонансе на формирующиеся в настоящем системы могут оказывать влияние только формы из прошлого.

Сложные системы имеют сложные формы. В силу различия конкретных условий подобные системы в каких-то мелких деталях будут различаться. Следовательно, их формы также будут слегка различаться. Дальше Р. Шелдрейк излагает совершенно реляционную схему влияния форм на актуализирующиеся системы. Согласно его идее, форма первой системы влияет на последующую систему, однако на третью систему оказывают влияние формы и первой и второй систем. Таким образом, с одной стороны, форма первой системы оказывает влияние на формы всех последующих подобных систем, но, с другой стороны, это влияние «разбавляется» влиянием форм других подобных систем. Р. Шелдрейк предполагает, что при формировании какой-либо системы происходит усреднение форм всех предшествующих систем и в наибольшей степени проявятся те черты, которые являются общими для всех подобных форм. Однако, вполне очевидно, что такой вывод возможен при предпосылке, что все формы имеют одинаковую вероятность влияния на данную систему⁵⁴.

Дальнейший взгляд Р. Шелдрейка на процесс сходен с представлениями К. Уоддингтона. Так, Р. Шелдрейк считает, что на ранних стадиях развития форм мало и индивидуальные формы оказывают значительное влияние на морфогенетическое поле. С течением времени с преобладанием среднего типа поле стабилизируется, можно даже сказать, что канализируется: «Иными словами, вначале бассейн притяжения морфогенетического поля будет относительно мелким, но он будет становиться всё более глубоким по мере того, как возрастает число систем, вносящих вклад в морфический резонанс. Или, используя ещё одну метафору, через повторение форма попадает в колею, и чем чаще она повторяется, тем эта колея становится глубже» (Шелдрейк, 2005, с. 134). Поскольку на формирование зародыша оказывают влияние поля разных иерархических уровней, то, по представлению Р. Шелдрейка, заро-

⁵⁴ Если принять концепцию морфогенетических полей Р. Шелдрейка в целом, то наш непосредственный опыт свидетельствует против одинаковой вероятности влияния всех предшествующих форм. Так, дети похожи на своих родителей, а не воплощают видовую усреднённую форму.

дыш резонирует с полями, начиная от самого высшего по направлению к самому низшему уровню.

Итак, согласно Р. Шелдрейку морфогенез осуществляется путём воздействия на морфогенетическое поле зародыша поля виртуальной формы взрослого индивида, которая актуализуется (реализуется) по окончании процесса роста и дифференциации зародыша. Таким образом, в отличие от актуальных физических полей «морфогенетические поля соответствуют потенциальному состоянию развивающейся системы и уже присутствуют раньше, чем система принимает свою конечную форму» (Шелдрейк, 2005, с. 102). После осуществления окончательной формы морфогенетическое поле, находясь в связи с материальным объектом, стабилизирует его, т.е. корректирует всякие отклонения от формы, вызываемые возмущениями различного типа.

Наиболее широко распространён морфогенез агрегативного типа, при котором формирование объекта обусловлено одним морфогенетическим полем, а материальные процессы ограничены ростом и дифференцировкой. Но нередко в процессе морфогенеза влияние одного морфогенетического поля сменяется влиянием другого поля, что обуславливает трансформацию. Развитие живых существ обусловлено комбинацией агрегативного и трансформативного типов морфогенезов, причём на поздних стадиях развития на зародыш влияет несколько морфогенетических полей, обуславливающих развитие отдельных органов. Влиянием морфогенетических полей Р. Шелдрейк объясняет не только морфогенез, но и различные типы движения, поведенческие акты. С позиции своей концепции он объяснил некоторые эксперименты по обучению крыс, причём это объяснение Р. Шелдрейк противопоставляет как неодарвинистскому, так и ламаркистскому объяснению. Также он предложил различные варианты экспериментов для проверки своей концепции.

В целом, концепция Р. Шелдрейка представляется привлекательной и плодотворной. В качестве недостатков концепции следует отметить, что он не дал чётких определений базовых понятий: формы и морфогенетического поля. Из чтения его книги создаётся представление, что в одних случаях он отождествляет форму и морфогенетическое поле, но в других различает их, однако из самого текста характер различий и взаимодействия между ними од-

нозначно установить невозможно. Также Р. Шелдрейк указывает как на длительность существования форм (миллионы лет), так и признаёт ограниченность их временного существования, причём не объясняя причин и способа прекращения существования форм. При всём этом он указывает на вневременную природу форм. Ещё Р. Шелдрейк не объясняет появление первого экземпляра формы, относя такую проблему в область метафизики, т.е. за пределы своей концепции⁵⁵.

Проблемой биологического поля давно занимается доктор биологических наук Юрий Георгиевич Симаков. Он собрал большой материал, касающийся этой проблемы, правда, не всегда отвечающий признанным научным критериям, но объяснимый в силу пренебрежения к нему учёных, придерживающихся мейнстримных взглядов. На некоторые отмеченные им явления следует обратить серьёзное внимание. Излагаемые им гипотезы не вмещаются в механистическое мировоззрение, однако имеющиеся мейнстримные концепции не в состоянии объяснить многие жизненные явления, поэтому необходимо анализировать все подходы к объяснению живого, так как неизвестно какие из высказанных гипотез выдержат проверку временем.

Теорию биологического поля Ю.Г. Симаков выстраивает на информационной основе. Нельзя сказать, что используемая им терминология хорошо продумана. Так, он использует несколько терминов для обозначения биологического поля: фантомное информационное поле, коротко, фантом, биоматрица, морфогенетическое поле. Эти термины не рассматриваются им как синонимы. Так, биоматрица — это носитель пространственной информации, фантомное биологическое поле — «информационная болванка тела». Однако, буквально в следующем абзаце их характерные черты даются в следующем виде: «полевой фантом представляет собой голографическую *энергоинформационную* матрицу, с распределением отдельных частей в трёхмерном пространстве, в отличие от биоматрицы, являющейся носителем закодированной безразмерной

⁵⁵ От книги Р. Шелдрейка создаётся впечатление, что изложенная в ней концепция во многом основана на информации, почерпнутой из отчётов визионеров, контактировавших с существами из потустороннего мира. Эта информация не характеризуется логической согласованностью. Следует также учесть, что Р. Шелдрейк какое-то время жил и работал в Индии и наверняка был знаком с индийскими представлениями об устройстве мира.

информации» (Симаков, 2016, с. 52–53). Отношения между ними заключаются в том, что «реализация информации, заключённой в биоматрице, осуществляется через морфогенетическое поле с характерной пространственной топологией, напоминающей фантом» (Симаков, 2016, с. 130). Возможно, что морфогенез действительно направляют различные структуры полевой или эйдетической природы, однако пока нет ясности о роли таких структур в морфогенезе вообще, его объяснение при помощи нескольких таких структур только запутывает проблему. На данном этапе следовало бы ограничиться одной такой структурой, а в будущем, если будет обоснована её реальность, можно было бы и усложнять концепцию, если бы в этом появилась необходимость.

В пользу существования информационного и энергетического поля, окружающего живые существа, приводится явление свечения, возникающего в высокочастотных электромагнитных полях и фиксируемого фотографическими средствами. Это широко известные исследования С.Д. и В.Х. Кирлиан. Исследования, проведённые ими и другими специалистами показали, что характер свечения при заболевании и нормальном состоянии различен. Также было обнаружено, что свечение вокруг повреждённого листа повторяет контур целого листа. Следует также указать на фантомные боли у людей с ампутированной конечностью.

Согласно Ю.Г. Симакову биоматрица как внеклеточный носитель информации содержит информацию о форме живого тела. Она может интерпретироваться как информационный пакет (корпускула в терминологии Ю.Г. Симакова, сопоставляющего её с файлом). Биоматрица связана с соответствующим материальным телом, или, говоря словами самого Ю.Г. Симакова, генетический материал зиготы привлекает соответствующую биоматрицу (Симаков, 2016, с. 50–51). По его мнению, именно биоматрица через морфогенетическое поле определяет, какие гены должны быть активированы, а какие — репрессированы. Морфогенетическое поле образуется клетками, а морфогенетическое поле многоклеточного организма представляет собой объединение клеточных полей.

2.5. Значение концепции поля для теории развития

Концепция поля как полезная методологическая конструкция может быть принята без каких-либо возражений (Кольцов, 1936;

Белоусов, 1963; Токин, 1979; Исаева, Преснов, 1990), поскольку основания для введения такой конструкции заключаются «в признании необходимости некоторого специального механизма пространственной организации, как самостоятельной, не сводимой к генетической программе компоненты эмбриогенеза» (Белинцев, 1991, с. 18). Возражения появляются тогда, когда пытаются дать ответ на вопрос о реальности (природе) поля, поскольку этот ответ выходит за рамки механистического мировоззрения. На мой взгляд, основные проблемы полевой концепции развития заключаются в следующем.

Поскольку физические поля обладают непрерывностью, которая должна быть приписана и биологическому полю, а, как уже говорилось выше, биологи склонны отождествлять понятия *целостности* и *непрерывности*, то, во-первых, биологическое поле интерпретируется как *целое*. Однако целостность биологического поля нуждается в обосновании. И здесь А.Г. Гурвич отметил расплывчатость представлений, связываемых с понятием целого, которые могут эксплицироваться в различных аспектах. Он подчеркнул, что вопрос — является ли целое как нечто дополняющее совокупность элементов, т.е. как нечто, существующее независимо от них? — лишён смысла. В случае биологического поля «целое определяется *чисто геометрическими параметрами и что ничего больше мы о нём не знаем*» (Гурвич, 1977, с. 198). Иными словами, *целое* принимается как методологически полезная конструкция: «“Целое” — реальный фактор развития исключительно в силу того, что реальное, могущее сколько-нибудь удовлетворить нас *описание морфогенных* процессов возможно лишь в терминах или на языке *целого*. Для научного анализа процессов морфогенеза эти рамки исчерпывающие и окончательные» (Гурвич, 1944, с. 106). Сам А.Г. Гурвич необходимость описания развития в терминах целого обосновывал на противопоставлении с представлением о мозаичном характере развития, т.е. с утверждением, что развитие может быть описано с привлечением только одних элементов. Однако в отношении развития целое нельзя рассматривать как инвариант: «“Целое” данного момента, т.е. мгновенной фазы развития, определяет ход дальнейшего развития до следующего, бесконечно близкого этапа, приводящего в свою очередь к новой конфигурации “целого”. “Целое” на всём протяжении эмбрионального развития представляет, дру-

гими словами, *непрерывно* сменяющееся переменное и единственной инвариантой развития остаётся специфическое в видовом отношении собственное клеточное поле» (Гурвич, 1944, с. 106–107).

Прежде чем оценить значимость этого утверждения, необходимо привести другую точку зрения на целое. Напомню, что согласно концепции морфогенетического поля каждая точка характеризуется значением (скаляром) в случае градиентного поля и скаляром и вектором в случае динамического поля. Также согласно этой концепции градиент (изменение значений вдоль выделенного направления) является следствием напряжения самого поля. При внешних или внутренних возмущениях возникают точки напряжения, которые изменяют конфигурацию градиентов. В этом контексте под проявлением целостности подразумевается зависимость значения поля в выбранной точке от положения этой точки в целом. Эта зависимость обозначается как *позиционная информация* (Исаева, Преснов, 1990; Webster, Goodwin, 1996). Однако здесь есть формальные черты сходства в описательном отношении, но в теоретическом отношении нельзя говорить о тождественности этих двух описаний.

Так, если мы биологическое или морфогенетическое поле рассматриваем по аналогии с постоянными физическими полями, то мы можем говорить только о наличии фактора, который *вынуждает* данную клетку изменяться определённым образом. Этот фактор представляет собой элемент поля, воздействующий на субстрат (материал), т.е. клетку. При росте и дифференциации материала конфигурация поля изменяется, соответственно, в данном месте изменяется значение градиента, которое влечёт за собой и изменение в судьбе данной клетки. Однако в данном случае нельзя говорить, что изменение судьбы клетки обусловлено позиционной информацией. Например, в случае изменения напряжённости электрического поля, влекущее за собой изменение параметров детектора поля, некорректно говорить, что тот получил информацию об изменении своего положения в целом и вследствие полученной информации изменил какую-то свою характеристику.

Зависимость элемента от его положения в целом подразумевает совсем иной «механизм», который легко понять при сравнении постоянных и переменных полей. Например, каждая точка постоянного электрического поля характеризуется напряжённостью, ве-

личина которой может варьировать от точки к точке. Если заряжённое тело из одной точки, в которой на него действует сила с определённой величиной и направлением, перенести в другую точку, то на данное тело будет действовать сила с другими характеристиками. Однако напряжённость в данной точке не несёт никакой информации о конфигурации электрического поля в данном секторе пространства. Иными словами, утверждение, что при переносе заряжённого тела в другое место оно получило позиционную информацию, в соответствии с которой изменилось его движение, является некорректным. Просто изменился характер *вынуждающего* действия поля, в соответствии с которым изменилось движение тела.

В отличие от постоянного поля, переменное электромагнитное поле характеризуется большим количеством параметров. Его возмущения — электромагнитные волны — способны нести разнообразную информацию. Однако в данном случае необходимо учитывать некоторые моменты. Для того чтобы объект смог получить позиционную информацию, необходим источник поля с кодировщиком информации, а реципиент должен иметь приёмник поля и декодировщик информации, а также механизм реализации считанной информации. Но тогда получается, что целое связано с информацией, а поле — это только посредник между целым и материальными объектами, реципиентами информации.

Таким образом, биологическое поле в трактовке А.Г. Гурвича не может быть признано целостным фактором. Понятие целого необходимо для науки о живом, так как описание морфогенеза не может обойтись без этого понятия. Однако из сказанного выше вытекает, что целое может быть принято в следующем контексте: имеется некая потенциальная форма геометрического (пространственного) характера, ограничивающая размеры взрослого организма, т.е. не совпадающая с пространственными границами зародыша. По мере роста и дифференциации зародыша его клетки попадают в места с другими параметрами потенциальной формы, т.е. «силы», влияющие на клетки данной части зародыша, изменяются в зависимости от его осуществления. В этом контексте нет необходимости в понятии позиционной информации.

С этой точки зрения возможность осуществления регуляций и регенераций зависит, в первую очередь, от состояния клеток заро-

дыша и дефинитивной формы. Очевидно, что электрическое поле не может действовать на незаряжённые тела. Точно также и биологическое поле не может действовать на клетки, если они не обладают способностью (или потеряли её) воспринимать его.

Во-вторых, поле интерпретировалось А.Г. Гурвичем как *видовая инварианта*, причём «даже при допущении наиболее простой формы анизотропии (уплощённого эллипсоида) возможное разнообразие полей с избытком покрывает те требования, которые могут быть предъявлены с точки зрения обоснования видовой специфичности организма» (Гурвич, 1944, с. 148). Напомню, что концепция поля как фактора наследственности была предложена А.Г. Гурвичем в противовес менделизму, фокусирующему внимание на наследовании индивидуальных особенностей. С учётом современных знаний корпускулярная (генетическая) наследственность несёт информацию о строительном материале, необходимом для построения тела живого существа, и не может нести информацию об индивидуальных особенностях геометрического характера, например, информацию о форме носа. Таким образом, воспроизводство *индивидуальных особенностей* пространственно очерченных структур не может быть объяснено ни в контексте корпускулярной концепции, ни в контексте концепции биологического поля в трактовке А.Г. Гурвича. В последнем случае формирование таких индивидуальных структур возможно объяснить путём введения гипотез *ad hoc*. Однако, очевидно, что в отношении каждой особенности придётся привлекать свою отдельную гипотезу для объяснения её формирования. Таким образом, этих гипотез *ad hoc* наберётся слишком много, поэтому для объяснения формирования индивидуальных особенностей необходима какая-то единая концепция. Напомню, что в физике признаётся существование всего четырёх фундаментальных полей, каждая из которых действует единообразно на материальные объекты. Если биологическое поле рассматривать по аналогии с физическими полями, то каждое видовое инвариантное поле следует интерпретировать как особый вид поля. А если индивидуальные особенности интерпретировать также в качестве проявления отдельного вида поля, т.е. принять точку зрения, что развитие каждого индивида обуславливается полем с особой конфигурацией, то получается, что поле нельзя рассматривать в качестве инварианты.

В-третьих, А.Г. Гурвич отмечал, что в контексте менделизма наследственные факторы сопоставляются с дефинитивным строением организма, соответственно, эта концепция имеет преформистский характер. Ранняя версия поля А.Г. Гурвича также была преформистской, но после «резкого поворота» представление о характере поля в данном отношении поменялось на противоположное: «актуальные поля зародыша являются в каждый данный момент исключительно функцией от двух переменных: пространственного распределения клеток и вестигиальных процессов, которые в свою очередь представляют функцию от актуальных полей предшествующего момента и т.д. Основным параметром этой функциональной зависимости является инвариантное *специфическое* для данного вида поле. Таким образом, ни в одном моменте развития и ни в одном из привлекаемых для описания его хода факторе не встречается упоминание о конечном результате» (Гурвич, 1944, с. 149). Конечно, описать развитие можно без привлечения представления о конечном результате, только что даёт такое описание? Только то, что оно согласуется с парадигмальной установкой на недопустимость в науке телеологических представлений? И соответствует установке А.Г. Гурвича о построении биологии по образцу физики? В своём стремлении к физикализации биологии А.Г. Гурвич явно выдавал желаемое за действительное: «Закономерный ход развития и закономерность его конечного результата обуславливается взаимоотношениями актуальных полей зародыша. Видовая *специфичность* этих взаимоотношений определяется исключительно параметрами анизотропии клеточного инвариантного поля и невозможно составить определённого представления об этой видовой специфичности, исходя из характеристики конечного результата развития» (Гурвич, 1944, с. 149–150). Но ведь экспериментально показано, что развитие имеет эквифинальный характер. Интересно, как можно по ранним этапам онтогенеза определить видовую специфичность без учёта конечного результата, если эти этапы характеризуются большим разнообразием?

В-четвёртых, эта проблема источника поля, для решения которой имеются два способа. Так, в соответствии с общепринятыми представлениями источник поля заключается в соответствующем объекте, например, материальное тело является источником гравитационного поля, заряжённое тело — источником электрического

поля. С этой точки зрения живые тела должны быть источником биологического поля. Например, А.Г. Гурвич считал, что источником поля является хроматин, т.е. не организм в целом, а его часть, причём «мы связываем “источник” поля с хроматином. Понятие частицы хроматина остаётся при этом неопределённым, так как для введения термина “молекула хроматина” нет в настоящее время достаточных оснований» (Гурвич, 1991, с. 163). Однако, по аналогии с физическими полями придётся признать, что полевые эффекты должны проявляться либо при взаимодействии нескольких источников поля, либо при воздействии поля на объект, способный воспринять это действие. Если же эффект ограничивается самим источником, то это не поле, а что-то иное. Другими словами, для обозначения явления был выбран некорректный термин.

Согласно второму способу решения проблемы источником поля является не объект, а пространство, трактуемое как источник поля. Тела только обладают свойствами, позволяющими им реагировать на действие поля. Например, массивные тела реагируют на гравитацию, заряжённые — на электрическое поле. В соответствии с этой аналогией живые объекты должны обладать свойством, дающим им способность реагировать на биологическое поле. Если не фокусироваться на деталях, то первоначальные взгляды А.Г. Гурвича основывались именно на этой точке зрения, а затем он перешёл к идее, что источником поля является какая-то структура живого объекта. Напомню, что П.Г. Светлов (1978) считал, что природа биологического поля такова, что его следует считать чем-то внешним по отношению к материалу, на котором проявляется её действие.

В любом случае возникает проблема регистрации биологического поля, принципиально нерешаемая в контексте современного естествознания, так как детектор поля должен быть живым или включать в качестве своей составной части живой объект. Соответственно, по аналогии с физическими полями следует предположить, что действие силы или поля на живой объект должно быть однообразным. В практических исследованиях такое действие описывается как исходящее из точечного источника, реже как индуцированное эквипотенциальной поверхностью. Однако такое однообразное действие поля не может объяснить огромное разнообразие живых существ.

Смену представления А.Г. Гурвича на природу биологического поля можно интерпретировать как переход от холистической к редуccionной точке зрения. Вполне очевидно, что экспериментальные данные во многих случаях допускают трактовку в контексте разных точек зрения (парадигм), тогда выбор трактовки, принятие той или иной точки зрения — это вопрос, относящийся уже не к научной сфере, а к сфере философских предпочтений автора. И переход А.Г. Гурвича к редуccionной точке зрения можно трактовать так, что он, дрейфуя в сторону универсальности физикалистского подхода, не смог найти аргументы в пользу целостности биологического поля в контексте физикализма. Таким образом, можно указать на несовместимость представления о биологическом поле как целостном факторе и физикалистского подхода, игнорирующего индивидуальные параметры.

Итак, в целом, следует признать, что во многих случаях, если не в большинстве, силовая и полевая терминология является некорректной, так как слова «сила» и «поле» использовались для обозначения таких факторов, которые не могут рассматриваться по аналогии с физическими: «наша формулировка основного свойства биологического поля не представляет по своему содержанию никаких аналогий с известными в физике полями (хотя, конечно, и не противоречит им)» (Гурвич, 1991, с. 166). Единственный вариант непротиворечивой трактовки биологического поля как целостного фактора — это её эйдетическая трактовка.

Глава 3

Эпигенетическая концепция развития

Итак, в ДНК содержится информация о строительных элементах (структурных белках), а также о других макромолекулах, из которых либо устроено живое тело, либо такие макромолекулы участвуют в процессе биохимического обмена. Эта информация передаётся по наследству в процессе деления клеток, что подробно описывается корпускулярной концепцией наследственности.

Однако в ДНК отсутствует информация о плане (организации), в соответствии с которым строится тело. Как показывают вышеописанные материалы, биологическое поле также не может служить таким планом. Можно предположить, что такого плана, зафиксированного в какой-либо структуре, не существует вообще, т.е. живое тело в процессе развития строится эпигенетически, как новообразование, осуществляя процесс самоорганизации.

Если эпигенез интерпретировать в терминах процесса и структуры, то тогда структуру следует рассматривать как эпифеномен, формирующийся путём самоорганизации. При относительно неизменных условиях существования в новом поколении формируется структура, сходная со структурой предыдущего поколения. При изменении условий процесс формирует несколько иную структуру, которая будет повторяться при сохранении этих условий.

Однако интерпретация эпигенеза как самоорганизации в строгом смысле означает, что в каждом цикле развития организация возникает заново. Характерные черты такой организации будут зависеть от материала, который организуется, и от условий, в которых осуществляется развитие. Однако в строгом смысле такой способ развития приложим разве что к слизевикам, например, семейства Dictyosteliaceae, у которых псевдоплазмодий образуется путём агрегации свободных амёбовидных особей. У всех прочих многоклеточных организмов в каждом поколении тело строится из различного типа клеток, получающихся в результате деления зиготы, причём в одних и тех же условиях сосуществуют и развиваются различные виды живых существ. Для них индивидуальное развитие

— это отдельный элемент повторяющегося процесса, в котором воспроизводятся из поколения в поколение подобные (сходные) материальные структуры.

Поскольку биоразнообразие очень велико, соответственно, в одних и тех же условиях воспроизводятся самые разные формы, то условия обитания не могут играть существенной роли в детерминации формы, хотя некоторые параметры среды могут играть роль индукторов развития на определённом этапе жизненного цикла у многих организмов. Тогда должны существовать факторы (внутренние или внешние), обеспечивающие воспроизводство организации в поколениях. Поскольку информация, заключённая в ДНК, соотносится с материалом, из которого строятся тела, то в искомым факторах должна заключаться информация именно о форме, организации живых существ.

Существуют различные теории, в которых индивидуальное развитие трактуется как процесс осуществления организации в конкретных условиях среды. Соответственно, в разных теориях придаётся различное значение «природе» организма и условиям развития, а также их соотношению в процессе развития. Среди них можно указать на теории, основанные на понятиях *инерции* и *памяти*. Однако различия между ними носят, скорее, формальный характер, так как сторонники мнемонической теории используют термин *память*, тогда как сторонники инерционной теории не употребляют его. К этим теориям близки представления Ф. Гальтона, который применил статистические методы для исследования наследственности (Поздняков, 2019а). Несколько в стороне находятся представления А.И. Шаталкина, что воспроизводство организации обеспечивается регуляторными механизмами, и И.И. Шмальгаузена, считавшего, что существенное значение в воспроизводстве имеют корреляционные системы.

Однако гораздо больше распространены представления, в которых полагается, что все свойства организма обусловлены генотипом, но также считается, что свойства организма могут изменяться под действием внешних факторов, и эти изменения могут воспроизводиться в последующих поколениях. Иными словами, в таких представлениях так или иначе затрагивается проблема насле-

дования приобретаемых признаков, возводимая к работам Ж.Б. Ламарка⁵⁶, поэтому о его идеях необходимо сказать несколько слов.

3.1. Представления Ж.Б. Ламарка о природе организмов

Как сказано выше, основываясь на делении признаков на индивидуальные и видовые, А.Г. Гурвич показал, что менделизм оперирует индивидуальными признаками, т.е., по сути, сходство предков и потомков в менделизме оценивается по индивидуальным признакам. Поскольку видовые признаки одинаковы у всех особей данного вида, проблема сходства предков и потомков по видовым признакам не может быть поставлена в контексте менделизма. Точно также она не может быть поставлена в контексте представлений, делающих упор на анализе видовых признаков.

Поскольку видовые признаки одинаковы у всех членов линии предков–потомков, то это означает, что фактор, обеспечивающий сходство по этим признакам, должен быть общим для всех особей. Этот фактор в трудах разных мыслителей фигурировал как сущность, идея, сила. У Ж.Б. Ламарка в качестве такого фактора фигурирует *природа*. Но такой фактор не может передаваться по наследству, как не могут передаваться от тела к телу законы, по которым они существуют и движутся. С этой точки зрения по наследству может передаваться только то, что приобретено в течение жизни, то, что индивидуально (Шаталкин, 2009).

Анализируя второй закон Ж.Б. Ламарка, А.И. Шаталкин⁵⁷ интерпретирует его так, что природа представляет собой действующую силу, и в ответ на действие факторов среды природа изменяет организм так, чтобы он приспособился к новым условиям. Такие изменения могут воспроизводиться у потомков. Если средовое влияние будет сильным, то природе потребуется большое количество времени, чтобы организмы приспособились к новым условиям (Шаталкин, 2009, с. 256–257).

Однако сотней страниц ранее А.И. Шаталкин несколько по-иному расставлял акценты. Так, он интерпретировал представления

⁵⁶ Жан-Батист Пьер Антуан де Моне, шевалье де Ламарк (Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, chevalier de Lamarck; 1744—1829) — французский биолог и философ.

⁵⁷ Анатолий Иванович Шаталкин (род. 1943) — российский энтомолог, теоретик и историк науки.

Ж.Б. Ламарка в таком смысле, что тот разделял результаты действия природы и среды. Природа определяет специфику форм через таксономические различия, и она обеспечивает нормальное развитие организма. В этом контексте проблема воспроизводства (наследования) свойств (родо-видовых признаков) не может быть поставлена. Однако на развитие организма оказывает влияние также и среда, причём нередко такое влияние оказывается патологическим. Именно в отношении изменений, обусловленных влиянием среды и может быть поставлена проблема их наследования (Шаталкин, 2009, с. 158–159).

Труды Ж.Б. Ламарка и Ч. Дарвина хороши тем, что в них даётся широкая сводка явлений, а также широкая палитра гипотез *ad hoc*. Поэтому при сильном желании можно подобрать цитаты в пользу почти любой гипотезы, выдвигаемой тем или иным автором. Так и А.И. Шаталкин интерпретирует идеи Ж.Б. Ламарка в контексте своих представлений о сути типологии и истории таксономических концепций. Коротко говоря, точка зрения А.И. Шаталкина сводится к тому, что во времена Ж.Б. Ламарка (по его мнению, и сам Ж.Б. Ламарк тоже придерживался этой версии) в таксономии была принята концепция, что признаки делятся на существенные (родо-видовые признаки) и случайные. Природа в этом контексте соотносится с существенными признаками. Однако эта версия согласуется со структурой мышления, в контексте которой воспроизводились и развивались аристотелевские идеи. Наряду с аристотелевским направлением в то время активно поддерживалась и другая, номиналистическая версия естественного порядка (Поздняков, 2018в). Согласно прямому заявлению Ж.Б. Ламарка о нереальности вида, его представления согласуются как раз с номиналистической, а не с аристотелевской версией. Следовательно, в контексте именно номиналистической версии и необходимо анализировать его идеи.

Предварительно следует заметить, что понятие *природы* широко использовалось в античной и западной философии Нового времени (Ахутин, 1988; Поздняков, 2007а). Природе посвящены натурфилософские сочинения Р. Декарта, Ш. Бонне, Ж. Робине, П. Гольбаха. Вполне очевидно, что это понятие является фундаментальным и в мировоззрении Ж.Б. Ламарка (Чечин, 1965).

В представлении Ж.Б. Ламарка природа — многозначное понятие. Так, природа «должна представляться нам не чем иным, как *совокупностью предметов*, охватывающей: 1) все существующие физические тела; 2) общие и частные законы, управляющие изменениями состояния и положения, которые могут испытывать эти тела; 3) наконец, движение, в разных формах существующее среди них, непрерывно поддерживаемое или возрождающееся в своём источнике и бесконечно изменчивое в своих проявлениях, движение, из которого вытекает удивительный порядок вещей, который эта совокупность предметов перед нами раскрывает» (Ламарк, 1955, с. 441). Однако позже Ж.Б. Ламарк из рассмотрения исключил первое значение, соотнеся совокупность всех видов материи и физических тел со *вселенной*. Тогда природа — это порядок вещей, предметов нефизического порядка, т.е. природу составляют движение и законы (Ламарк, 1959, с. 242).

Ж.Б. Ламарк уточнил смысл понятия природы, вскрыв ошибочные представления о ней. Так, природа не есть вселенная, которая есть совокупность физических тел. Природу нельзя отождествлять с Творцом. Природа не есть разумное начало. Наконец, природа не есть сама жизнь, поскольку жизнь привносится природой при помощи флюидов.

В наиболее общем смысле природа — это особый *порядок* вещей. Ж.Б. Ламарк указывал, что существуют два сотворённых начала: материя и природа. Материя — это пассивное начало, основа веществ, из которых состоят все тела. Материя не входит в состав частей природы. Материя только основа тел, а их существование обусловлено природой: «только природа делает тела такими, какие они есть, и что именно она наделяет одних из них свойствами, других — способностями, которые мы у них наблюдаем» (Ламарк, 1959, с. 377). Таким образом, природа — это активное начало, включающее движение и законы и имеющее в своём распоряжении пространство и время. Природа действует в силу необходимости, у неё нет ни намерений, ни цели, ни воли. Необходимость действий природы и наличие законов указывают на закономерность изменений, претерпеваемых телами. Следовательно, познавая изменения, можно познать саму природу.

Ж.Б. Ламарк рассматривал природу как причину всего существующего: «всякое изменение, всякое образование, всякое переме-

щение совершается только в соответствии с её законами, и хотя обстоятельства могут иногда изменять результаты как её действий, так и действий законов, которые при этом должны были быть применены, всё же и эти изменения управляются законами *природы*» (Ламарк, 1959, с. 248). Соответственно, по его мнению, явления, представляющиеся нам как неправильности, нарушения, уродства говорят либо о нашем незнании причин, вызвавших эти нарушения, либо представляют собой частные случаи наложения несовместимых причин, например, интерес сохранения отдельного объекта может вступить в противоречие с общим порядком природы.

В отношении живых существ природа есть «могущественная сила, создавшая животных, сама сделала их такими, какие они есть, и наделила каждое из них определёнными способностями, дав им организацию, которая могла эти способности произвести» (Ламарк, 1959, с. 170). Но над живыми существами также господствует и *жизнь*, которая «до некоторой степени напоминает природу, ибо она также не является существом, но представляет собой порядок вещей, оживляемый движениями, порядок, который, в свою очередь, обладает собственной силой, собственными способностями и который сохраняет их до тех пор, пока он существует. Между тем жизнь коренным образом отличается от природы, и их нельзя смешивать. Жизнь, будучи обязанной *природе* своим существованием и средствами, которыми она располагает, в то же время приводит к собственному разрушению, между тем как природа, как и всё, что было сотворено первично, неразрушима и неизменна» (Ламарк, 1959, с. 244). В целом, жизнь есть «результат отношений, существующих между тремя следующими факторами, а именно: частями тела, способными содержать флюиды и находящимися в состоянии, свойственном данному телу, содержащимися и движущимися в этих частях флюидами и причиной, являющейся возбудителем происходящих [в теле] движений и изменений» (Ламарк, 1955, с. 467).

Характеризуя причину, возбуждающую движения, Ж.Б. Ламарк уточнил определение жизни: «Жизнь в частях тела, обладающего ею, — не что иное, как порядок и состояние вещей, которые делают возможными в нём органические движения; а эти движения, составляющие активную жизнь, являются результатом действия вызывающей и возбуждающей их причины» (Ламарк, 1955, с.

469). Причина, источник жизни находится во внешней среде: «Только воздействию движений различных флюидов на более или менее плотные вещества нашей планеты следует приписать образование, временное сохранение и воспроизведение всех живых тел, наблюдаемых на её поверхности, а также все изменения, которым непрерывно подвергаются остатки этих тел» (Ламарк, 1955, с. 448). Главным флюидом, являющимся причиной всех живых существ, представляется теплород (Ламарк, 1955, с. 491). Таким образом, жизнь является действующей *причиной*, но не особой *сущностью* (Ламарк, 1959, с. 238).

Для изменения организмов природа пользуется различными средствами. В первую очередь, это *время*, которое безгранично. Затем, это различные *благоприятные обстоятельства*: климат, температура атмосферы и окружающей среды, условия места обитания, привычки, движения, образ жизни, способы самосохранения, самозащиты, размножения (Ламарк, 1955). Таким образом, «вследствие этих различных влияний способности расширяются и укрепляются благодаря упражнению, становятся более разнообразными благодаря новым, длительно сохраняемым привычкам, и незаметно строение, состав, словом — природа и состояние частей и органов сохраняются и передаются путём размножения следующим поколениям» (Ламарк, 1955, с. 16). Однако передача изменений, полученных в результате действий природы, обусловлена определёнными условиями. Так, выработанная особенность «сохраняется в дальнейшем в потомстве при условии, если оно присуще [обоим] индивидуумам, участвующим в оплодотворении для воспроизведения своего вида. Эти изменения передаются дальше и переходят, таким образом, ко всем индивидуумам последующих поколений, подвергающихся действию тех же условий, хотя потомкам уж не приходится приобретать эти изменения тем путём, которым они действительно образовались.

Наконец, если при воспроизведении имеет место скрещивание индивидуумов, обладающих различными качествами или формами, то это неизбежно создаёт препятствие для постоянства передачи этих качеств и этих форм. Вот причина того, что у человека, подверженного столь различным воздействиям, влияющих на индивидуумов, приобретённые случайные признаки или уродства не сохраняются и не передаются потомству» (Ламарк, 1955, с. 72–73).

Из этого пояснения можно понять, что Ж.Б. Ламарк выделял человека по отношению к другим живым существам, у которых все изменения обусловлены природой, но они могут быть переданы следующему поколению лишь в случае, если эти изменения общи обоим полам. В противоположность этому у человека могут быть случайные признаки или уродства, т.е. изменения, не обусловленные влиянием природы; соответственно, они не передаются следующим поколениям.

Обосновывая свою точку зрения в пользу нереальности вида и необходимости пользоваться понятием *породы*, Ж.Б. Ламарк утверждал: «всё, что природа заставляет индивидуумов приобрести или утратить в результате длительного действия обстоятельств, в которых в течение достаточно долгого времени находится их порода, всё это она сохраняет путём размножения у новых индивидуумов, которые происходят от первых» (Ламарк, 1955, с. 111). Таким образом, в представлении Ж.Б. Ламарка любые изменения обусловлены действием природы, но для устойчивого воспроизводства некоторых свойств необходимо её длительное действие.

В «Философии зоологии» характер передачи изменений следующим поколениям описывается во втором законе. В главных чертах формулировка закона повторяет написанное Ж.Б. Ламарком в ранних публикациях (подробный обзор см.: Шаталкин, 2009). Ж.Б. Ламарк привёл краткие соображения в обосновании этого закона в дополнение к ранее высказанным: «Если бы два индивидуума, которые приобрели одинаковые особенности формы или какие-нибудь общие им уродства, соединились только друг с другом, они воспроизвели бы те же особенности у своего потомства; если бы и последующие поколения ограничивались только подобными союзами, то, без сомнения, образовалась бы особая порода, обладающая признаками, присущими только ей одной» (Ламарк, 1955, с. 357). Собственно, породы домашних животных поддерживаются именно этим способом — *избирательным скрещиванием*. И ещё одно соображение Ж.Б. Ламарка: «постоянные скрещивания между индивидуумами, не обладающими одинаковыми особенностями формы, ведут к исчезновению всех признаков, приобретённых под влиянием случайных обстоятельств» (Ламарк, 1955, с. 357–358). Оно тоже справедливо, так как экспериментально показано, что

скрещивание различных домашних пород приводит к возврату «дикого типа».

Теперь можно высказаться по поводу утверждения А.И. Шаталкина, что Ж.Б. Ламарк полагал, что природа соотносится с родовидовыми свойствами, и что понятие наследственности неприменимо к природе. Ж.Б. Ламарк — номиналист в таксономии. Он прямо признал, что ранее ошибался, утверждая, что существуют постоянные виды, состоящие из особей; в действительности в природе существуют только особи (Ламарк, 1955, с. 76). Таким образом, согласно Ж.Б. Ламарку, понятие вида применяется условно по отношению к совокупности сходных особей. Под влиянием обстоятельств совокупность сходных особей постепенно преобразуется в совокупность, характеризуемую новыми свойствами, что даёт формальные основания причислить её к новому виду. Ж.Б. Ламарк нигде не указывал, что свойства живых существ (кроме человека) следует делить на существенные (постоянные) и случайные. Более того, «можно утверждать, что то, что принято называть *видом* среди живых тел, а также все видовые признаки, отличающие эти создания природы, обладают не абсолютным *постоянством*, но лишь *постоянством* относительным» (Ламарк, 1955, с. 112). Также, исключая человека, Ж.Б. Ламарк не высказывался в том смысле, что свойства живых существ делятся на видовые и случайные, и что видовые обусловлены действием природы, а случайные — влиянием иных факторов. Согласно его точке зрения, существуют «постепенные переходы в тех различиях, которыми отличается один *вид* от другого. В самом деле, мы постоянно встречаем подобные постепенные переходы между этими так называемыми *видами* и мы вынуждены обратиться к самым несущественным деталям, чтобы отыскать какие-либо различия. Мельчайшие особенности формы, окраски, размера, а зачастую и едва ощутимые различия во внешнем облике индивидуумов при сравнении их с другими индивидуумами, наиболее близкими к ним по их отношениям, служат натуралистам для установления видовых признаков» (Ламарк, 1955, с. 112–113).

А.И. Шаталкин придерживается односторонней версии истории таксономических концепций, в которой считается, что дарвиновская таксономия основывалась на аристотелевских представлениях, в контексте которых сущность интерпретировалась как за-

кон. Поскольку природа включает законы, то он сделал вывод, что организация, как выражение сущности, следовательно, закона, не может передаваться по наследству. Однако природу как закон следует интерпретировать как нечто *внешнее* по отношению к существам. Следовательно, организация как нечто внутреннее, пусть даже как сущность, должна соотноситься не с природой, а с *жизнью*. Таким образом, утверждение А.И. Шаталкина, что всё, относящееся к природе нельзя рассматривать как передающееся по наследству, справедливо, однако родо-видовые особенности в контексте представлений Ж.Б. Ламарка соотносятся не с природой, а с *жизнью*. Поэтому следующим поколениям передается не природа, а индуцированные ей изменения *организации*, в том числе и родо-видовые особенности.

Поскольку живые существа представляют собой организованные тела, то их части находятся в определённых *отношениях* с другими частями. Отсюда возникает проблема: как возможно воспроизводство *отношений*, точнее, *организации*? Вполне очевидно, что эта проблема не имеет решения, если придерживаться точки зрения, что наследственность может носить исключительно субстанциональный характер, что предполагается в корпускулярной и полевой версиях наследственности. Попытки решения этой проблемы в контексте процессуального подхода включают два способа, основанных на понятиях *инерции* и *памяти*.

3.2. Мнемонические теории развития

Под памятью в широком смысле понимают способность записывать, хранить и воспроизводить информацию. Также возможно и «размножение» записанной информации. В некоторых разделах науки о живом под памятью понимают способность воспроизводить прошлый опыт, в том числе и опыт предыдущих поколений. Память как сложное явление, как минимум, должна включать следующие элементы: 1) структуру, на которую записывается информация; 2) записывающее и 3) воспроизводящее устройства.

Первым идею, что формирование органических тел обусловлено памятью, высказал П. де Мопертюи⁵⁸ в «Системе природы. Эссе

⁵⁸ Пьер Луи Моро де Мопертюи (Pierre-Louis Moreau de Maupertuis; 1698—1759) — французский математик, механик, астроном, физик и геодезист.

о формировании организованных тел». Согласно его представлению имеются мельчайшие частички матери, обладающие свойствами стремления, отвращения и памяти (*desir, aversion, mémoire*). При образовании зародыша такие частички плавают в семени отца и матери, и они хранят память о своём положении в теле родителей. В формирующемся зародыше эти частички занимают то же самое место, что они занимали в теле родителей. Этим объясняется сходство предков и потомков.

Образование различий и новых видов П. де Мопертюи объяснял тем, что в каком-то потомстве в индивидах частички не удержали того порядка, в каком они были у родителей. Каждое такое отклонение представляет собой новый вид. Неоднократные отклонения привели к наблюдаемому нами разнообразию, которое со временем возрастёт ещё больше, но на это требуется большое время, поэтому на протяжении нескольких веков увеличение разнообразия будет едва заметным (Maupertius, 1768).

Через сто с лишним лет после П. де Мопертюи Э. Геринг⁵⁹ рассматривал память как общее свойство (функцию) организованной материи. Свою идею он аргументировал следующим образом. Обычно под памятью понимают способность произвольно воспроизводить идеи. Однако очень часто прошлые события проникают в наше сознание совершенно произвольно, и они тоже есть воспоминание. Продолжая этот ряд, в понятие памяти следует включить также произвольное воспроизводство ощущений, представлений, эмоций. С этой точки зрения общие явления, наиболее часто воспринимаемые, с течением времени будут воспроизводиться очень легко с помощью небольших внутренних импульсов без всякой необходимости прибегать к внешним стимулам. Однако все эти восприятия «хранятся» в бессознательном и лишь время от времени проявляются в сознании.

Основываясь на предполагаемой связи памяти с бессознательным, Э. Геринг утверждал, что память включает и более широкий круг явлений, в частности передача свойств следующему поколению также осуществляется на основе памяти. Он считал, что все приобретения в течение индивидуальной жизни запечатлеваются в зародыше и передаются потомству, причём, чем чаще повторяется

⁵⁹ Карл Эвальд Константин Геринг (Karl Ewald Konstantin Hering; 1834—1918) — немецкий физиолог.

явление, тем прочнее оно запечатлевается в зародыше. При изменении обстоятельств ослабление явления приводит к уменьшению его воспроизводства, а затем и к полному исчезновению. Таким образом, «С этой точки зрения вся история индивидуального развития, наблюдаемая у высоко организованных животных, представляет собой непрерывную цепь воспоминаний об эволюции всех существ, сформировавших предковые ряды животного»⁶⁰.

Идею Э. Геринга о наследственности как памяти использовал Э. Геккель⁶¹ в своей теории под названием «перигенез пластидулы (Perigenesis der Plastidule)» или «волновое зарождение (зачатие) жизненных частиц (Wellenzeugung der Lebenstheilchen)». Концепция Э. Геккеля представляет собой смесь идей Э. Геринга и Ч. Дарвина. От Ч. Дарвина Э. Геккель воспринял идею, что структура, запоминающая информацию, — это особые частицы, для которых он предложил название *пластидулы*. Как и Ч. Дарвин, Э. Геккель рассматривал свою теорию как «предварительную гипотезу», и будущая теория, по его мнению, должна иметь строго механический характер. В отличие от Э. Геринга, Э. Геккель считал, что только пластидулы обладают памятью, и все изменения записываются в пластидулах путём перегруппировки атомов. Также он утверждал, что ламарковская концепция наследования изменений является предпосылкой дарвиновской селективной теории.

Отличия своей гипотезы от дарвиновской гипотезы пангенезиса Э. Геккель видел в следующем. Геммулы Ч. Дарвина составляют группы молекул, которые растут, питаются и воспроизводятся делением. Пластидулы Э. Геккеля составлены одной молекулой, аналогичной молекуле кристалла. Ч. Дарвин считал, что каждая клетка организма выделяет геммулы, которые собираются в половых клетках. Э. Геккель утверждал, что его гипотеза основана на механическом принципе переданного движения, который предложил ещё Аристотель в качестве причины индивидуального развития (Карпов, 1940, с. 44). Благодаря колеблющемуся молекулярному движению происходит умножение пластидул, и движение переда-

⁶⁰ «The whole history of individual development, as observed in higher organised animals, is, from this point of view, a continuous chain of reminiscences of the evolution of all the beings which form the ancestral series of the animal» (Hering, 1897, p. 21).

⁶¹ Эрнст Генрих Филипп Август Геккель (Ernst Heinrich Philipp August Haeckel; 1834—1919) — немецкий биолог и философ.

ётся на вновь образованные пластидулы как наследование. При этом само движение оказывается разветвлённой волной, поскольку условия существования оказывают влияние на развитие, которое наследуется описанным способом.

Итак, согласно Э. Геккелю, биогенетический процесс представляет собой периодическое движение и его можно отразить в форме родословного древа (Stammbaum). По его мнению, органическая форма есть продукт двух механических факторов. Внутренний фактор, в терминах старой биологии, — это формирующая сила (Bildungstrieb, Gestaltungskraft), а внешний фактор — это адаптивность или изменчивость (Anpassungsfähigkeit oder Variabilität). В контексте гипотезы перигенезиса соотношение между двумя этими факторами можно выразить так, что «наследственность есть память пластидулы, изменчивость же есть сообразительность пластидулы»⁶². В результате действия этих двух факторов появилось множество форм, причём в отношении очень простых и постоянных форм можно сказать, что они «ничему не научились и ничего не забыли», а в отношении очень сложных и изменчивых форм — что они «многое узнали и многое забыли» (Haeckel, 1876).

Позже, разрабатывая монистическую философию, Э. Геккель установил четыре ступени в развитии памяти: 1) клеточная память, которая является функцией пластидул; 2) тканевая память, которая соотносится с наследственностью «отдельных органов и тканей в теле растений и низших, безнервных животных (губок и т.п.)» (Геккель, 1937, с. 176) и связана с «воспроизведением гистональных представлений»; 3) бессознательная память, связанная с ганглиозными клетками; 4) сознательная память, связанная с определёнными мозговыми клетками у человека и высших животных (Геккель, 1937).

Сэмюэл Батлер⁶³ написал несколько книг по различным проблемам теории эволюции, в которых в той или степени он затрагивал проблему памяти. Он считал, что каждый зародыш пропитан воспоминаниями о собственных предковых зародышах. Впечатления, которые сохраняются в памяти, бывают разной силы, соответ-

⁶² «Die Erbllichkeit ist das Gedächtniss der Plastidule, die Variabilität ist die Fassungskraft der Plastidule» (Haeckel, 1876, S. 69).

⁶³ Сэмюэл Батлер (Samuel Butler; 1835—1902) — английский писатель, художник и переводчик.

ственно более сильные впечатления запоминаются прочнее. Также прочность впечатлений зависит от количества повторов. Значение памяти для жизни Э. Батлер выразил очень поэтично: «Тогда жизнь и смерть должны быть памятью и забывчивостью, потому что мы мертвы для всего, что мы забыли».

Жизнь — это свойство материи, поскольку она может помнить. Материя, которая может помнить, живая; материя, которая не может помнить, мёртвая.

Жизнь, таким образом, есть память. Жизнь создания — это память создания. Мы все представляем одинаковый материал сначала, но мы помним разные вещи, и если мы не помним разные вещи, то мы должны быть абсолютно похожи друг на друга. Что же касается самого материала, из которого мы сделаны, мы ничего не знаем, кроме только того, что он «такой, как сны»⁶⁴. Итак, по сути, С. Батлер отождествил *жизнь и память*.

Согласно С. Батлеру, именно память является основой персональности. Как атомы наших тел удерживаются вместе притяжением, так и явления нашего сознания связываются и объединяются силой памяти. Любое организованное существо представляет собой продукт бессознательной памяти организованной материи. Это существо есть последнее звено непрерывной цепи живых форм, причём воспоминания о развитии этих прошлых форм лишь частично проявляются в развитии последнего звена, и здесь С. Батлер ссылался на закон рекапитуляции Ф. Мюллера (Butler, 1910). Разнообразие живых существ осуществляется благодаря памяти. Так, запоминание происшествий влечёт изменение поведения и приводит к специализации и дифференциации. Накопление изменений и их запоминание привело к тому, что из амёбы развился человек. Если бы такой памяти не было бы, то амёба следующего поколения была бы полностью похожа на амёбу предыдущего поколения (Butler, 1910).

⁶⁴ «Life and death, then, should be memory and forgetfulness, for we are dead to all that we have forgotten.

Life is that property of matter whereby it can remember. Matter which can remember is living; matter which cannot remember is dead.

Life, then, is memory. The life of a creature is the memory of a creature. We are all the same stuff to start with, but we remember different things, and if we did not remember different things we should be absolutely like each other. As for the stuff itself of which we are made, we know nothing save only that it is “such as dreams are made of”» (Butler, 1911, p. 299–300).

Анри Бергсон⁶⁵ в своей работе «Материя и память», впервые опубликованной в 1896 году, проанализировал соотношение между материей и памятью. Согласно А. Бергсону, материя есть совокупность образов, и она противопоставляется духу. Материальное тело есть один из образов, функция которого заключается в собирании и передаче движений. Хотя любое восприятие содержит в той или иной степени воспоминание, но чистое восприятие даёт самое существенное из того, что есть в материи. Следовательно, память должна быть совершенно независима от материи.

Концепция памяти, предложенная А. Бергсоном, основывается на том, что память собирает образы, отлагающиеся в ходе времени, а тело есть проводник движений. Поскольку тело следует рассматривать как один из образов, то прошлый опыт выражается в действиях, совершаемых телом. Его концепция памяти основывается на трёх положениях. Первое положение: «Прошлое переживает себя в двух различных формах: во-первых, в виде двигательных механизмов; во-вторых, в виде независимых воспоминаний» (Бергсон, 1914, с. 70). Второе положение: «Узнавание наличного объекта совершается посредством движений, когда оно исходит от объекта, — посредством представлений, когда его источником является субъект» (Бергсон, 1914, с. 70). Третье положение: «Существует ряд нечувствительных переходов от воспоминаний, расположенных вдоль времени, к движениям, которые вычерчивают их возможное или зарождающееся действие в пространстве. Повреждения мозга могут затронуть эти движения, но не сами воспоминания» (Бергсон, 1914, с. 71).

Анри Бергсон различал две формы памяти. Первая из них «регистрирует в форме образов-воспоминаний все события нашей повседневной жизни, по мере того как они развёртываются во времени; она не пренебрегает никакой подробностью; она оставляет каждому факту, каждому движению его место и его дату» (Бергсон, 1914, с. 73). Возможно, что первая форма памяти присуща только человеку, и она связана со сферой частных и направлена на различение образов.

Вторая форма памяти выражается в действии. Поскольку восприятие осуществляется в действии, то воспринятые образы закрепляются в движениях тела. Тем самым, ряд образов воспроизво-

⁶⁵ Анри Бергсон (Henri Bergson; 1859—1941) — французский философ.

дится в последовательности движений. Таким способом вырабатываются реакции на внешние раздражения. Это телесная форма памяти; привычка, обеспечиваемая повторяемостью действий.

Вторую форму памяти следует ассоциировать с обобщением, «ибо привычка есть то же самое в сфере действия, что обобщение в сфере мысли» (Бергсон, 1914, с. 154). А. Бергсон критиковал номинализм и концептуализм в том отношении, что они исходят из восприятия индивидуальных объектов, так как в контексте этих направлений считается, что именно индивиды являются предметом анализа. По его мнению, обобщение, достигаемое путём размышления над частностями, есть особенность человеческого мышления. Однако, учитывая утилитарность восприятия, следует заметить, что «прежде всего должна быть схвачена нами та сторона, которая отвечает какому-нибудь нашему стремлению, какой-нибудь потребности: но потребность всегда теснейшим образом связана с общими качествами и сходствами, и ей нечего делать с индивидуальными различиями. Таким выделением полезного и должно по большей части ограничиваться восприятие животных» (Бергсон, 1914, с. 157–158). Иными словами, живыми существами воспринимается гештальт, точнее, те его черты, которые важны в каком-то отношении в данный момент времени.

При необходимости могут быть восприняты и индивидуальные черты объектов: «На фоне этой общности и сходства память сможет затем воздать должное контрастами, из которых зародятся впоследствии различения; она отличит один пейзаж от другого, одно поле от другого; но, повторяем, это излишек восприятия, а не его необходимое содержание. Быть может, скажут, что мы здесь просто отодвигаем проблему, просто отбрасываем в бессознательное ту операцию, посредством которой улавливаются сходства и устанавливаются роды? Но мы ничего не отбрасываем в бессознательное, на том простом основании, что, на наш взгляд, вообще не существует такого психического усилия, которым улавливается сходство: сходство действует объективно, как сила, и вызывает тождественные реакции на основании чисто физического закона, требующего, чтобы те же самые конечные результаты были следствием тех же самых глубоких причин» (Бергсон, 1914, с. 158). В подтверждение своего утверждения А. Бергсон указывал, что физические взаимодействия и химические реакции протекают одинаково, не-

смотря на индивидуальные различия взаимодействующих объектов и веществ.

Эту закономерность он распространял и на органический мир: «от минерала к растению, от растения к простейшему сознающему существу, от животного к человеку можем мы проследить прогресс той операции, посредством которой вещи и существа схватывают в окружающей среде то, что их привлекает, что для них практически важно; при этом они ни не испытывают ни малейшей нужды абстрагировать, просто потому, что остальная часть окружающей обстановки лишена для них всякого значения: это единство реакции на внешние различные воздействия и есть тот зародыш, который человеческое сознание развивает в общие идеи» (Бергсон, 1914, с. 158–159). Таким образом, исходно воспринимается гештальт — «сходство чувствуемое, переживаемое». Это восприятие воплощается в движении, действии. Повторение движения приводит к выработке привычки. У человека эта схема дополняется тем, что он в состоянии провести рассудочный анализ, т.е. выделить в воспринимаемом гештальте индивидуальные черты, а затем провести анализ сходств этих черт, завершающийся выработкой идеи общего.

Рихард Земон⁶⁶ написал две книги, посвященные проблеме памяти (Semon 1904 [цит. по изд. 1920 г.], 1909). Согласно его теории, раздражение изменяет протоплазму (Substanz), которая воспринимает это раздражение. Явление изменения воспринимающей протоплазмы Р. Земон обозначил как *энграфический* эффект, а само изменение протоплазмы — как *энграмму* соответствующего раздражителя. Явления, обусловленные энграммами, были обозначены им как *мнемические* явления, а совокупность мнемических способностей организма он обозначил как его *мнему* (Mneme). Регулярно повторяющееся раздражение создаёт постоянную энграмму, которая остаётся даже после прекращения раздражения (Semon, 1920).

Энграммы в норме находятся в латентном состоянии, но они активируются новым раздражением, которое Р. Земон обозначил как *экфорическое* раздражение. Также экфорическое раздражение может создавать и собственные энграммы. Образующиеся сходные энграммы формируют особую резонансную структуру — *гомофонию* (Homophonie).

⁶⁶ Рихард Земон (Richard Semon; 1859—1918) — немецкий зоолог.

Все события, происходящие в онтогенезе, находятся под мнемическим контролем и образуют временную последовательность. Иные последовательности энграмм могут формироваться посредством эффекта раздражения и скрещивания. Энграммы могут не только приобретаться в течение индивидуальной жизни, но и унаследоваться от предыдущих поколений, так как в результате деления клеток они передаются следующему поколению (Semon, 1920).

Рихард Земон утверждал, что на основе его теории возможно объяснение явлений наследственности, регуляции и регенерации чисто причинно-механическим способом без привлечения виталистических факторов. Он видел два универсальных принципа, с помощью которых возможно объяснение жизненных явлений. Это *отбор*, играющий негативную роль, т.е. устраняющий непригодные формы, и *мнема*, как принцип, сохраняющий изменения. Деятельность мнемы в онтогенезе, по мнению Р. Земона, позволяет объяснить биогенетический закон, включая палингенезы и ценогенезы (Semon, 1920).

Евгению Риньяно⁶⁷ считал, что мнемонической способностью обладает всякая живая материя. Сохранение воспоминаний обусловлено накоплением и сохранением вещества, а пробуждение этих воспоминаний обеспечивается восстановлением того состояния, в котором фиксировалось фактическое ощущение или впечатление. С этой точки зрения мнемонические элементы зародышевого вещества, которое передаётся следующему поколению, могут стать активными только при каждом новом онтогенезе (Rignano, 1911).

Согласно представлению Е. Риньяно, развитие многоклеточного организма обусловлено специальной его областью, называемой центральной зоной развития и состоящей из зародышевой плазмы. Развитие обеспечивается последовательным распространением трофической нервной энергии, обусловленной ядерным возбуждением всех эмбриональных клеток, причём «Эти возбуждения текут вместе в протоплазматических мостах, объединяющих различные клетки друг с другом, добавляются друг к другу при течении по одному и тому же пути и расщепляются по расходящимся путям, и результирующая система нервной циркуляции пронизывает весь организм на каждой стадии развития и определяет в каждый пери-

⁶⁷ Евгению Риньяно (Eugenio Rignano; 1870—1930) — итальянский философ.

од его морфологическое и физиологическое состояние»⁶⁸. Зародышевая плазма состоит из большого количества специфических потенциальных элементов, накапливающих нервную энергию и способных самостоятельно разряжаться, но при разрядке каждый из них даёт импульс нервной энергии с определённым специфическим оттенком. Эти специфические потенциальные элементы вступают в действие один за другим от начала до завершения развития. Каждое нервное возбуждение, проходя через другое ядро, откладывает в нём специфический след (accumulation) — вещество, возникающее вследствие распада (decomposition) возбуждения данного типа. Вследствие этого процесса каждое ядро, включая соматические ядра, может состоять из многочисленных элементов, схожих по своей природе с содержащимися в исходном ядре зародышевой клетки, но имеющих свой специфический характер. По мере развития специфические потенциальные элементы, увеличивающиеся в количестве и объёме, окончательно полностью вытесняют первичные зародышевые элементы и приводят, таким образом, к полной соматической специализации этих ядер (Rignano, 1926).

На некоторых идеях Аристотеля основывал свои представления Е.А. Шульц⁶⁹. К сожалению, безвременная кончина не дала ему возможность детально обосновать свои идеи. В основе его представлений лежит «взгляд на организм как на мотив и действие» (Шульц, 1913, с. 129). С психической точки зрения деятельность организмов, проявляемая в инстинктивных действиях, и формообразование представляют собой один и тот же процесс.

В процессе развития представление можно интерпретировать как *чувство формы* (морфэстезия) — плана, в соответствии с которым в онтогенезе развиваются органы. Морфэстезия отражает несоответствие между представлением и осуществлённой на данный момент формой и производит регуляцию онтогенеза (Шульц, 1916). Различные примеры эквивинальности онтогенеза привели Е.А. Шульца к необходимости введения нового понятия: «везде

⁶⁸ «These excitations flow together in the protoplasmic bridges uniting the various cells with one another, being added to one another in the same path and split up along diverging paths, and the resulting system of nervous circulation penetrates the entire organism at each stage of the development and determines at every period its morphological and physiological condition» (Rignano, 1926, p. 84–85).

⁶⁹ Евгений Александрович Шульц (1870—1914) — русский зоолог и теоретик; сторонник виталистического направления.

здесь мы наталкиваемся на понятие индивидуальности, т.е. на целое, которое больше, чем сумма частей, на план или, как я бы это назвал, пользуясь определением Аристотеля, — на *παράδειγμα* (парадигма), которую нельзя всегда искать в отдельных зачатках, так как она выходит за их пределы и может быть переведена на другие зачатки» (Шульц, 1916, с. 152–153).

Также Е.А. Шульц считал, что представление (чувство формы, парадигма) не передаётся по наследству, а возникает эпигенетически. С этой точки зрения «представлениями или парадигмой объясняется принципиальная сторона совпадения онтогенеза с филогенезом, регенерации с онтогенезом, повторения филогенеза инстинктом и многое другое. Характерное представление обнаруживается именно в том, что процессы протекают принципиально сходно, но не тождественно, — что они как бы следуют общей схеме, которая изменяется здесь и там, приспособительно к данному случаю» (Шульц, 1916, с. 169).

Жизненные явления Е.А. Шульц интерпретировал как проявление творчества, в котором важная роль отводилась психологическим элементам: ощущениям, представлениям и воле. Поскольку и поступок, и формообразование являются в широком смысле движениями, то, по его мнению, они должны объясняться с одной и той же точки зрения. Если индивид представляет собой единство, то по аналогии следует принять и единство психики.

Касательно роли хромосом Е.А. Шульц считал, что наиболее правдоподобными версиями являются следующие. Во-первых, посредством хромосом образуется химический субстрат органов, но структуру и формообразование в контексте этой версии невозможно объяснить. Во-вторых, хромосомы играют роль «формообразовательных раздражителей», или гормонов, т.е. носитель наследственности «обуславливает лишь наступление процесса, но не его характер» (Шульц, 1916, с. 143). В контексте современных знаний верны обе версии: есть последовательности ДНК, несущие информацию о структурных белках, и есть последовательности, кодирующие транскрипционные факторы, которые переключают развитие на тот или иной путь. Однако Е.А. Шульц принял только вторую версию, причём он считал, что ген в понимании В. Иогансена можно отождествить с энграммой Р. Земона.

Возникновение носителей наследственности (генов, энграмм) объяснялось Е.А. Шульцем следующим образом. Внешний раздражитель вызывает изменение в клетках или отложение вещества. Благодаря одновременности событий возникает ассоциация между раздражителем и изменением. В дальнейшем благодаря ассоциации изменение, процесс развивается при действии раздражителя, причём этим раздражителем может быть и образовавшееся вещество, попавшее в хромосому. Ассоциация может формироваться не только между раздражителем и вызываемым им процессом, но и между разными раздражителями. Наследование обеспечивается именно ассоциацией между раздражителем и изменением. В пользу точки зрения, что формообразование есть поступок, Е.А. Шульц привёл довод, что наследование инстинктов осуществляется в соответствии с законами Г. Менделя, хотя при этом никакой материальной структуры не образуется. В целом Е.А. Шульц принимал, что формообразование есть инстинктивная деятельность, а «образование органов является суммой отдельных инстинктивных поступков организма» (Шульц, 1916, с. 143).

Формирование каждого органа включает три фазы: «раздражение, процесс развития и завершение этого процесса — достижение готовой формы» (Шульц, 1916, с. 143), причём роль раздражителя играет «носитель наследственности». Все три фазы (раздражение, процесс развития и результат) способны в той или иной степени варьировать, причём очень часто разные процессы ведут к одному и тому же результату. Отсюда Е.А. Шульц сделал вывод, что развитие контролирует чувство формы, которое может быть только представлением. Согласно его точке зрения «наследственность состоит в возникновении раздражителя, вызывающего представление, которым направляется дальнейшее образование органа. Чем иным, как не представлениями, хотя и бессознательными, могут быть отвлечённые математические формы, направляющие рост животных и растений?» (Шульц, 1916, с. 148).

Орган в онтогенезе формируется для определённой функции, хотя считается, что в самом процессе осуществления орган, как правило, не исполняет эту функцию. Разнообразие путей развития при эквивинальности результата говорит о том, что в процессе развития происходит его корректировка. В случае нефункционирующего органа такая корректировка возможна в случае *морфэстезии*

— чувства несоответствия между представлением и осуществлением с последующим исправлением развития. Влияние наследственности на развитие описывается следующим образом: «развитие представляется нам как ряд процессов, приводимых в движение и поддерживаемых раздражителем. Количеством комплексов, зависящих друг от друга процессов, из которых складывается развитие, определяется и большее или меньшее число носителей наследственности. Один и тот же раздражитель, кроме того, может вызывать совершенно различные образования в различных органах» (Шульц, 1916, с. 157). Если заменить «раздражитель» на «транскрипционный фактор», то приведённая цитата звучит очень современно.

Итак, согласно Е.А. Шульцу, раздражитель представляет собой фактор, запускающий образование какого-либо органа или комплекса органов. Очевидно, что такой фактор может быть как внутренним, так и внешним. Хорошо известна роль внешних факторов для формирования тех или иных органов или прохождения стадий онтогенеза. В северных широтах одним из таких факторов является холод. Возникновение ассоциации между раздражителем и вызываемым им эффектом обусловлено психикой, которая имеется у растений и одноклеточных организмов, так как опыты показывают, что у них вырабатываются ассоциации (условные рефлексy).

По мнению Е.А. Шульца, теория наследственности основывается «на способности ассоциации представлений. Эти представления связаны с известными ощущениями, которые вызываются известными раздражителями. Раздражители могут меняться, но ощущения при этом могут оставаться неизменёнными» (Шульц, 1916, с. 163). Согласно его идее, проблема наследования приобретаемых свойств не имеет смысла, поскольку «Если, как результат раздражителя, произойдёт, положим, какое-нибудь вещественное изменение, то, с нашей точки зрения, совершенно безразлично, образуется ли это химическое вещество, этот гормон, прямо в половых клетках и соматических одновременно или переносится из соматических клеток в половые. Безразлично также, идентично ли изменение, вызванное в половых клетках, с изменением, вызванным в клетках соматических. Изменения всегда могут вступить в ассоциацию с одновременными соматическими раздражениями.

Если в следующем поколении опять возникает механизм такой же или сходной структуры, как в родительском организме, то вполне естественно, что новый организм, если унаследован раздражитель, реагирует на него подобным же образом, как и родительский; новым раздражителем вызываются те же ощущения и представления. Парадигма, таким образом, эпигенетична» (Шульц, 1916, с. 163). Это утверждение основывается на различных наблюдениях в области развития, причём «энграммы, в смысле Земона или представления, говоря терминами психологии, не передаются по наследству, но возникают эпигенетически, будучи вызваны унаследованными раздражителями» (Шульц, 1916, с. 168). Более того, соотношение между преформацией и эпигенезом он видел так: «Преформирован раздражитель, — эпигенетична реакция, обусловленная эпигенетически возникающей парадигмой» (Шульц, 1916, с. 169). Словом «парадигма» в данном случае Е.А. Шульц обозначил *представление*.

Согласно Е.А. Шульцу, морфологические процессы на начальном этапе запускаются по типу условных рефлексов, но затем внешние раздражители меняются на внутренние. Таким образом, «форма является результатом инстинктивных действий и выражения бессознательного представления» (Шульц, 1916, с. 119).

На основании своей концепции наследственности Е.А. Шульц высказал некоторые соображения по поводу видообразования. Так, он считал, что новый вид должен происходить скачкообразно, поскольку «Вариации, которые не являются результатом раздражения и флюктуируют, не могут вызвать ощущений и поэтому не могут передаваться по наследству. Изменение скачком может уже вызвать “энграмму” или ощущение и таким образом создать первое условие унаследования» (Шульц, 1916, с. 167).

И.П. Ашмарин⁷⁰ определил память как «способность живых существ (или их популяций), воспринимая воздействия извне, закреплять, сохранять и в последующем воспроизводить вызываемые этими воздействиями изменения функционального состояния и структуры» (Ашмарин, 1975, с. 3). Существует несколько форм памяти, из которых он подробно описал четыре: генетическую, эпигенетическую, иммунологическую и нейрологическую.

⁷⁰ Игорь Петрович Ашмарин (1925—2007) — российский биохимик, физиолог, молекулярный биолог и вирусолог.

В первом случае И.П. Ашмарин принял тождественность понятий *генетическая память* и *наследственность*. Записанная на ДНК информация матрично копируется при делении клеток. Изменение (увеличение) информации возможно, главным образом, за счёт повторов отдельных последовательностей и горизонтального переноса генов. Однако появление новой информации возможно лишь за счёт мутаций, т.е. ошибок копирования. А это означает, что механизм записывания информации отсутствует. Существующие механизмы считывания и реализации генетической информации приводят к синтезу РНК и белков. Поскольку запись и считывание информации из памяти связаны специфическим образом, то на этом основании генетическую наследственность нельзя рассматривать как форму памяти (Шаталкин, 2009).

Под *эпигенетической памятью* И.П. Ашмарин понимал «память об установившейся в эмбриогенезе и передаваемой по наследству от клетки к клетке системе блокирования определённых генов» (Ашмарин, 1975, с. 31). На мой взгляд, эпигенетическая память в понимании И.П. Ашмарина представляет собой не отдельную форму памяти, а составную часть механизма считывания и реализации генетической информации.

Иммунологическая память «состоит в способности после первой встречи с чужеродным антигеном (чужой биополимер, чужая клетка и др.) узнать его при повторной встрече, связать и включить неспецифические механизмы его уничтожения» (Ашмарин, 1975, с. 71). Операция узнавания и связывания осуществляется с помощью антител. Иммунная система появляется у сложно организованных животных и наибольшего развития достигает у птиц и млекопитающих. Конкретные антитела вырабатываются с помощью сложного механизма, частью которого, как считается, является соматический мутагенез, или генетический поиск.

Нейрологическая память связана с нервной системой. Существует сложный механизм записи информации, включающий кратковременную и долговременную формы памяти. Неясно, что представляет собой структура, на которую записывается информация. Не существует строго ограниченной области мозга, которая могла бы представлять собой носитель такой информации. Опыты показали, что система хранения долговременной памяти распределена по большей части мозга и многократно дублирована, причём

«Кратность полного или почти полного повторения материальных носителей энграммы (т.е. той или иной нейрологической информации, включённой в систему хранения) является, по-видимому, чрезвычайно большой. Это послужило причиной возникновения так называемых голографических теорий памяти. Известно, что одним из важнейших свойств голографического изображения объекта является возможность воспроизвести изображение в целом из любых чрезвычайно малых фрагментов голограммы. Правда, чем меньшая часть голограммы берётся для этой цели, тем менее чётким становится изображение, но тем не менее оно остаётся целостным. Голограмма не просто многократно повторяет условное изображение объекта — каждый повтор фиксирует весь объект, но как бы в несколько ином ракурсе» (Ашмарин, 1975, с. 95–96).

Голографическая теория памяти была развита К.В. Судаковым⁷¹, который на основе концепции «отпечатков действительности» И.П. Павлова и концепции функциональной системы П.К. Анохина разработал концепцию динамического стереотипа. Организм можно представить как сложную иерархическую совокупность функциональных систем различного типа. Сложенная деятельность этой совокупности систем, направленная на удовлетворение возникающих потребностей, возможна на основе информационного принципа их деятельности.

В процессе отражения действительности в функциональных системах и в организме в целом создаётся субъективный образ объективного мира, заключающий «в себе адаптивные свойства потребностей и полезных для организма приспособительных результатов, удовлетворяющих эти потребности» (Судаков, 2002, с. 16). Составной частью такого образа является предвидение потребного результата. Увязать действительность, физиологию, сознание, образы, по мнению К.В. Судакова, возможно при помощи информации, которая может быть закодирована в разной форме. В процессе её передачи информация может претерпевать перекодировку, однако при этом не теряются характерные черты содержания информации.

Согласно К.В. Судакову, динамический стереотип представляет собой информационный процесс мозга (отпечаток действительности). Он может строиться как на врождённой основе в процессе

⁷¹ Константин Викторович Судаков (1932—2013) — российский физиолог.

эмбриогенеза, так и в процессе жизни с помощью обучения. Для объяснения динамического стереотипа К.В. Судаков привлекал голографический принцип, основанный на эффекте интерференции волн. Этот эффект может быть зафиксирован на фотопластинке или других носителях в качестве голограммы. Большое значение имеют следующие свойства голограммы: 1) часть голограммы отражает целый образ, 2) на один носитель при использовании разных частот может быть наложено несколько голограмм. Голографический принцип многими исследователями был применён к объяснению работы мозга (Прибрам, 1975). Основная идея заключается в том, «что мозг хранит информацию не в одиночных нейронах или отдельных его структурах, а в виде пространственной информационной волны, заполняющей весь его объём» (Судаков, 2002, с. 60). По мнению К.В. Судакова, носителями голограмм также могут быть молекулы ДНК и РНК, представляющие собой жидкие кристаллы, различные клеточные мембраны, мицеллы соединительной ткани.

Функциональные системы существуют не только на уровне организма, но и на других уровнях — от атомного до космического, соответственно, на всех этих уровнях существуют свои голографические носители. В качестве единиц динамической деятельности функциональных систем различных иерархических уровней выступают «системокванты» — дискретные саморегулирующие единицы, выстраивающие процессы от возникновения потребности к её удовлетворению. В этом случае голограмма выступает как образ, сравнение с которым позволяет оценить — удовлетворена потребность или нет. «Системокванты» образуют иерархическую структуру, в которой «системоквант» более низкого уровня является исполнительным элементом «системокванта» более высокого уровня иерархии.

Мнемоническая концепция наследственности в идеале должна объяснять совокупность явлений, связанных с сохранением и передачей следующим поколениям ответов, обусловленных реакцией организмов на воздействие среды. Запоминание таких ответов способствует снижению энергетических затрат на повторное реагирование, в том числе и для последующих поколений. Поэтому эволюционная выработка такого «механизма» представляется вполне логичной. Распространение этой концепции в отношении проблемы

осуществления также не представляется невозможным, в пользу чего свидетельствует эквивиальность развития.

Проблема мнемонической концепции связана с носителем информации и механизмами её записи и считывания. Здесь возможны два подхода: корпускулярный, когда в качестве носителя рассматриваются молекулы (Шаталкин, 2009), и волновой, когда в качестве носителя рассматриваются голограммы (Судаков, 2002). В первом случае, как уже говорилось в главе о корпускулярной концепции наследственности, отсутствуют механизмы, позволяющие перейти от информации, записанной в молекуле ДНК, к пространственным характеристикам объекта. Поэтому информация, записанная на ДНК, возможна лишь в качестве вспомогательного звена для процесса осуществления. Во втором случае остаётся неясность в отношении физического характера носителя, так как биологическое поле с характеристиками, аналогичными физическим полям не способно нести такую информацию.

3.3. Инерционные теории развития

Теории зарождения (*Zeugung*) В. Гис⁷² разделил на четыре группы. Во-первых, экстрактивные теории (*Extracttheorien*), согласно которым все органы родителей отделяют особые частицы, которые обуславливают образование тела потомка. Ярким примером такой теории является гипотеза пангенезиса Ч. Дарвина. Во-вторых, преформистские теории (*Präformationstheorien*). В-третьих, теории «формообразующих сил» (*Theorien der «formgestaltender Kräfte»*). Эти три группы теорий он считал несостоятельными (His, 1874).

Теориям переносного движения (*Theorien der übertragenen Bewegung*) В. Гис придал решающее значение. Согласно его представлению в основе всего находится процесс, движение, причём многие процессы, в частности волновые являются периодическими. Процессу может быть противопоставлена форма — пространственное расположение частей структуры (His, 1874, S. 147). По мнению В. Гиса, именно процесс производит форму. Однако, исходя из формы, реконструировать процесс можно лишь косвенно и прибли-

⁷² Вильгельм Гис (Wilhelm His; 1831—1904) — швейцарский анатом, гистолог и эмбриолог.

зительно. Тем не менее, жизнь каждого индивида является процессом, в первую очередь, ростом, соответственно, по мнению В. Гиса, проблема производства новых индивидов должна решаться именно с этой же точки зрения. Следует также сказать, что в число своих предшественников он зачислил Аристотеля и Р. Декарта.

Согласно В. Гису для объяснения наследственности нет необходимости в привлечении каких-то факторов, функцией которых была бы передача тех или иных особенностей индивида следующему поколению. При закономерном развитии все эти особенности возникают в растущем индивиде как необходимое следствие при благоприятных внешних условиях (His, 1874). Но что интересно, принимая эту версию наследственности, В. Гис отрицал возможность наследования свойств, приобретённых в индивидуальной жизни.

Для пояснения своих идей В. Гис использовал метафору волны. С этой точки зрения процессы развития уподобляются волновой линии, в которой отдельная волна соответствует ходу роста индивида. По мнению В. Гиса, эта метафора помогает понять сходство предков и потомков (His, 1874).

Иоганн Рейнке считал, что наследственность имеет динамический характер: «Наследственность ни в коем случае не представляет из себя особого вида энергии; она оказывается, однако, одним из проявлений великого принципа, управляющего вселенною, именно принципа передачи движения. По понятиям физики, ядро зародышевой клетки является материальной системой специфического строения, обладающей специфическим движением. При делении оно создаёт новые такие системы той же специфической конфигурации, с тем же характерным движением; так как ведь движение обуславливается в материальной системе её конфигурацией» (Рейнке, 1903, с. 81). Таким образом, «клеточное ядро может переносить своё специфическое движение на другое, происшедшее из него клеточное ядро. Если на такую, следующую от звена к звену, передачу оказывается какое-либо насильственное воздействие, заставляющее его идти по определённым путям, то это насилие можно назвать также и раздражением, вызывающим в зародышевых клетках специальное направление их развития» (Рейнке, 1903, с. 82).

На инерции, присущей движению всех физических тел, основывал своё представление о наследственности К.А. Тимирязев⁷³. Он писал, что «Если мы сравниваем жизнь с движением, то для понятия инерции в применении к жизненным явлениям, для этой органической инерции мы имеем особый термин — *наследственность*» (Тимирязев, 1938, с. 159). По его мнению, в отличие от концепций пангенезиса, перигенезиса, мнемонической концепции, не объясняющих, а только затемняющих явления, концепция наследственности как органической инерции подводит это частное жизненное понятие под более общее естественное понятие. Согласно этой концепции «в зародыше даны только *условия* развития в том или другом направлении» (Тимирязев, 1938, с. 159).

Поскольку организмы взаимодействуют со средой, а также их свойства изменчивы, то соотношения между этими понятиями К.А. Тимирязев (1938, с. 160) видел следующим образом: «если одно из основных свойств организмов заключается в их способности находиться в постоянном взаимодействии с веществами и силами окружающей среды, находиться в подвижном равновесии с этой средой, постоянно изменяться, то рядом с этим свойством — с *изменчивостью* — мы должны поставить другое — *наследственность*, т.е. свойство сохранять влияние прежде действовавших условий. Нередко в этих двух свойствах усматривается будто противоречие. Но понятно, что закон *наследственности* также мало противоречит закону *изменчивости*, как понятие инерции не противоречит понятию движения. В силу означенной инерции, т.е. наследственности, форма может неизменно передаваться из поколения в поколение; в силу той же наследственности, изменение, однажды вызванное, будет также передаваться, не может исчезнуть бесследно, не отразившись на отдалённых поколениях, пока не будет уравновешено другими влияниями. Таким образом, *изменчивость*, как необходимое следствие подвижности состава организма, и *наследственность*, т.е. преемственность всех *процессов*, передающихся из поколение в поколение и делающих из всего живущего и жившего одно причинное целое, — вот что характеризует организм по отношению к неорганизму».

⁷³ Климент Аркадьевич Тимирязев (1843—1920) — русский ботаник, физиолог и пропагандист дарвинизма.

Очевидно, что эта длинная цитата позволяет причислить К.А. Тимирязева к ламаркистам, однако его представления были более сложными. Так, он различал потомственные, прирождённые и приобретённые признаки, причём последние два типа «сходные по происхождению, но различные по глубине воздействия внешних условий, а потому и различные по степени их унаследования» (Тимирязев, 1942, с. 164). Именно последний тип, по мнению К.А. Тимирязева, является предметом полемики между сторонниками А. Вейсмана и неоламаркистами. Однако наследственность приобретённых свойств включает две разные группы. Во-первых, это наследование изменений, преимущественно у растений, вызванных непосредственным действием внешних факторов. Во-вторых, это наследование изменений, вызванных активной деятельностью самого организма, главным образом, упражнением и неупражнением органов. Второй способ наследования К.А. Тимирязев считал необоснованным. Наследование изменений, полученных действием внешних факторов, пытались проверить экспериментально, но выводы получились неоднозначные. К.А. Тимирязев считал бездоказательными опыты, основанные на повреждениях, а в отношении остальных экспериментов он высказался так, что «Главное затруднение заключается, вероятно, в том, что здесь важную роль играет фактор — время. Быть может, воздействие в течение одного поколения не оставляет ещё прочного следа, между тем как воздействие в течение нескольких поколений оставило бы по себе прочный наследственный след» (Тимирязев, 1942, с. 166–167). Таким образом, он признавал тот способ приобретения новых признаков, который мог быть приписан растениям. Возможно, как ботанику по специальности ему были близки и понятны те явления, которые связаны с растениями — пассивными существами. Поэтому явления, связанные с активностью животных, выходили за рамки его «круга понятий» и не нашли понимания.

Органическое движение, в первую очередь, представлено обменом веществ: ассимиляцией и диссимиляцией. При таком движении вещественный состав тела меняется, но форма остаётся. Интерпретируя наследственность как инерцию, её можно представить, как способность поддерживать форму, организацию в череде поко-

лений. Так, В. Ружичка⁷⁴ считал, что наследственность заключается в передаче именно видовых признаков, т.е. главным в наследственности является передача организации в целом, а не индивидуальных особенностей. На основании анализа различных форм размножения он пришёл к выводу, что в отношении наследственности речь «идёт не о непрерывности особого “наследственного вещества”, а о преемственности способности к наследственности, основанной на особом химическом строении и на обусловленных последним, при известных внешних условиях, процессах обмена» (Ружичка, 1914, с. 136).

Аналогичной точки зрения придерживался Л.С. Берг⁷⁵, который рассматривал морфологические и физиологические признаки как следствие химического строения белков и других веществ протоплазмы. С этой точки зрения различия в стереохимической группировке веществ выражаются в различном состоянии морфологических признаков. На этом основании он считал, что «наследственность состоит вовсе не в передаче от родителей к детям каких-либо морфологических элементов, или какого-либо особого наследственного вещества, а в передаче известной группировки молекул; эта группировка молекул, или строение белка, даёт возможность детям, при схожих условиях, реагировать на раздражения так же, как реагировали их отцы, и в соответствии с этим создавать подобные формы» (Берг, 1922, с. 45).

Пауль Каммерер⁷⁶ в общем под наследственностью понимал повторение тождественных свойств в череде поколений, причём он считал, что наследственность и размножение — разные понятия, однако «Одно дело рассматривать передачу наследственных свойств отдельно от размножения, другое — считать её чем-то совершенно отличным от размножения. Ложное толкование смысла понятия “наследственность” принимает за глубокую аналогию то, что на самом деле является лишь поверхностным сравнением с человеческой частной собственностью. Это непонимание приводит к игнорированию великой непрерывности потока жизни; оно ведёт к

⁷⁴ Владислав Ружичка (Vladislav Růžička; 1870—1934) — чешский биолог.

⁷⁵ Лев Семёнович (Симонович) Берг (1876—1950) — русский зоолог, географ и теоретик; основоположник номогенеза.

⁷⁶ Пауль Каммерер (Paul Kammerer; 1880—1926) — австрийский зоолог, механоламаркист.

тому, что мы устанавливаем конкретные, осязаемые границы между индивидом и зародышем, между личностью и поколением, а на самом деле эти границы носят чисто отвлечённый характер» (Каммерер, 1927, с. 161). Согласно П. Каммереру, эти понятия сводятся к понятию *роста*. Также с этой точки зрения «Образование нового поколения и регенерация — две разновидности одного и того же процесса» (Каммерер, 1927, с. 13). Носителем наследственности он рассматривал зародышевую клетку в целом.

Интерпретируя наследственность и изменчивость как понятия, находящиеся в обратной связи друг с другом, П. Каммерер заметил, что под понятие строгой наследственности подпадают лишь те признаки, которые должны иметь нулевую изменчивость, но таких признаков просто не существует.

Ссылаясь на эксперименты, показавшие, что многие «хорошие» виды оказались лишь экологическими формами, П. Каммерер утверждал, что в историческом смысле виды возникали как экологические формы. А в этом случае отличительные таксономические признаки должны приобретаться под влиянием условий среды и образа жизни. Тогда можно поставить вопрос: «не представляют ли собой наблюдаемые нами явления “наследственности” отличительных признаков расы, вида и других групп не что иное, как скрытое последствие, которое в течение известного времени может сохраняться у ряда поколений, а затем в конце концов исчезнуть под влиянием изменённых условий?» (Каммерер, 1927, с. 165). С этой точки зрения «в нейтральной среде свойства организма сохраняются неизменными сколь угодно долго, подобно тому как под влиянием толчка шар катится без трения по ровной поверхности до тех пор, пока какое-нибудь препятствие его не остановит или не переменит направления его движения на обратное; или пока какая-нибудь другая сила не изменит направления и скорости движения; подобно этому и жизненный поток течёт по инерции в раз данном направлении до тех пор, пока какая-нибудь внешняя сила не заставит его повернуть в сторону или разделиться на отдельные рукава и ветви» (Каммерер, 1927, с. 172). Итак, в этом суждении, по сути, П. Каммерер интерпретировал наследственность как инерцию размножения.

Сопоставляя свои представления с мнемонической концепцией наследственности, П. Каммерер заметил, «Что в жизни индивидуу-

ма носит название памяти, привычки, упражнения, приспособления, то в жизни рода означает наследственность. Но в обоих случаях это одно и то же, одна и та же способность живого вещества сохранять в себе внешние раздражения, поскольку этому не препятствует окружающая среда. Новым в моей теории является попытка показать иллюзорность проблемы наследственности и вовсе обойтись без этого понятия (впервые введённого в науку *Ч. Дарвином*)» (Каммерер, 1927, с. 172–173). Вывод о ненужности понятия наследственности он сделал, исходя из того, что понятия наследственности и изменчивости находятся в обратной связи друг с другом, а также из утверждения о неограниченности изменчивости организмов. Поскольку изменчивость обусловлена экзогенной причиной, то любые новые свойства, по сути, являются приобретёнными, а врождёнными, наследственными они становятся после их закрепления в процессе размножения. Устраняя представление о приобретённых признаках, мы, тем самым, устраняем и представление о наследственности.

Придерживаясь механоламаркизма, П. Каммерер отвергал идеи психоламаркистов. На этом основании он утверждал, что «оригинальной в моей теории является попытка заменить понятие наследственности и несколько чуждое ему понятие “памяти” понятием органической устойчивости» (Каммерер, 1927, с. 173). По мнению П. Каммерера, введение этого понятия позволяет сблизить биологическое мышление с физическим.

3.4. Представления Ф. Гальтона о наследственности

Сначала следует сказать несколько слов о правилах Г. Менделя, выведенных им в результате своих опытов. Как вполне справедливо подмечено: те образцы, с которыми он производил опыты, представляют собой искусственно выведенные сорта, причём некоторые из них возможно рассматривать как патологии (Каммерер, 1927). По этому поводу П. Каммерер заметил, что он вывел линию жаб-повитух, у которых самки вымётывали икру в воду. При скрещивании выведенной линией с типичными экземплярами в потомстве происходило расщепление по этому признаку согласно менделевскому правилу. Таким образом, учитывая современные представления о корпускулярной наследственности, следует сделать

вывод, что расщепление признаков при гибридизации может быть обусловлено не различиями в последовательностях ДНК, а другими причинами.

На основании своих экспериментов П. Каммерер высказал следующее соображение в отношении пород домашних животных и сортов культурных растений. По его мнению, при выведении новых пород отбор является второстепенным фактором, а основным фактором является упражнение деятельности органов, важных для человека: «подбор не создаёт и не усиливает вырабатываемого свойства; творческим и усиливающим агентом является только упражнение, откорм и т.п., подбор же способствует большей чистоте выведения новой породы, отсеиванию её дефектов» (Каммерер, 1927, с. 144). Об определяющем влиянии именно внешних факторов свидетельствует то обстоятельство, что очень часто выведенная порода или сорт даёт очень хорошие результаты в конкретной местности, а при переносе такой породы или сорта в иную местность результаты, как правило, будут другими, причём они могут как ухудшиться, так и улучшиться. А это означает, что при переносе в новые условия формируется совсем другая порода⁷⁷.

Итак, для достижения устойчивости организации необходимы длительность воспроизводства и неизменность условий существования. На первое обстоятельство обратил внимание ещё Н.Я. Данилевский в своей критике дарвинизма: «признаки становятся тем прочнее, чем дольше, т.е. чем чаще они передаются, что давность, т.е. повторяемость наследственности, придаёт постоянство, прочность признаку; что вид постояннее и устойчивее разновидности, хотя бы она действительно была начинающим видом, а разновидность или порода устойчивее, прочнее индивидуального изменения, хотя бы и оно было начинающеюся разновидностью, именно по причине давности передачи наследственных признаков» (Данилевский, 1885, с. 507).

Напомню, что требование В. Иогансена о необходимости генетической работы с чистыми линиями, возможными в самооплодотворяющихся, а также в строго партеногенетических и апомикти-

⁷⁷ Сохранение свойств породы в разных местностях возможно при её выведении и содержании в искусственных условиях: пород собак и кошек, содержащихся в комнатных условиях и пород домашнего скота при круглогодичном стойловом содержании.

ческих формах, позволяет сделать следующие выводы. Во-первых, опытные линии представляют собой линии, предварительно искусственно отобранные на устойчивость воспроизводства. Соответственно, утверждение, что эти опыты имеют какое-то отношение к естественным явлениям, требует обоснования. В противном случае они описывают явления, не существующие в природе. Во-вторых, надо полагать, что устойчивость фенотипа в череде поколений у бипарентальных форм обеспечивается не генетическими, а какими-то иными механизмами.

Ф. Гальтон⁷⁸ внёс определённый вклад в решение этой проблемы, несмотря на то, что он основывался на идеях, позже интерпретированных как не соответствующих реальности. Так, он придерживался гипотезы пангенезиса Ч. Дарвина, т.е. считал, что наследственность заключена в «частичках», однако очень сложные процессы эмбриогенеза приводят к тому, что многие особенности живых существ характеризуются не прерывистой, а слитной изменчивостью. Также он отрицал возможность наследования приобретаемых признаков (Galton, 1889).

Его главная идея основывается на том, что общее наследство (heritage) каждого индивида должно включать большое разнообразие материала, из которого при формировании организации используется лишь небольшая часть. В этом случае какая-то особенность организации индивида должна рассматриваться как результат развития только одного варианта из большого количества возможных, т.е. организация является согласованным (coherent) и стабильным результатом развития на основе несовершенной выборки из большого количества элементов. Учитывая значительную компоненту случайности при образовании этой выборки, Ф. Гальтон предположил, что «По-видимому, нет прямого наследственного отношения между персональными родителями и персональным ребенком, за исключением, возможно, малоизвестных каналов второстепенной важности, но основная линия наследственной связи объединяет комплексы элементов, выходящие за пределы тех комплексов, на основе которых развивались персональные родители и

⁷⁸ Фрэнсис Гальтон (Francis Galton; 1822—1911) — английский географ, антрополог, психолог и статистик; основатель дифференциальной психологии и психометрики.

персональный ребёнок»⁷⁹. Он заметил, что в большой семье проявляется эффект различия детей, т.е. при одних и тех же родителях дети должны быть очень похожи друг на друга, однако они оказываются непохожими. Отсюда Ф. Гальтон сделал вывод о необходимости статистических исследований наследственности.

В следующем его утверждении полагается, что в конгрегации элементов возникают некоторые характерные группировки (комбинации), которые становятся обычными благодаря частым повторениям и частичной устойчивости (*persistence*). Эти комбинации могут рассматриваться как временно стабильные формы. Такие формы в последовательных поколениях не повторяют друг друга как точные копии, а обладают некоторой изменчивостью, заключённой в диапазон стабильности.

Таким образом, реальная совокупность особей какого-нибудь вида представляет собой комплекс форм, обладающих разной степенью стабильности. По аналогии с человеческим обществом Ф. Гальтон предположил, что при скрещиваниях, не влекущих выход за пределы диапазона стабильности, в потомстве будет наблюдаться стремление к восстановлению исходной стабильной формы. При скрещиваниях, приводящих к выходу за пределы диапазона стабильности, потомки переходят в новое стабильное состояние. По его представлению, давно установившаяся раса представлена обычно типовой стабильной формой, но из-за подверженности отклонениям из-за наличия большого количества наследственных элементов всегда появляются отклоняющиеся отпрыски, имеющие характер подтипов и небольшую стабильность, причём «с сохраняемой тенденцией в напряженных условиях возвращаться к более раннему типу»⁸⁰.

На основании обширных статистических исследований Ф. Гальтон установил закон регрессии или возврата: при отклонении родителей от средней величины их потомки не полностью их по-

⁷⁹ «It appears that there is no direct hereditary relation between the personal parents and the personal child, except perhaps through little-known channels of secondary importance, but that the main line of hereditary connection unites the sets of elements out of which the personal parents had been evolved with the set out of which the personal child was evolved» (Galton, 1889, p. 19).

⁸⁰ «with a reserved tendency under strained conditions, to revert to the earlier type» (Galton, 1889, p. 28).

вторяют, а приближаются к средней величине популяции. Согласно его исследованиям это приближение для разных признаков можно оценить статистическими методами. Так, Ф. Гальтон вычислил, что для роста людей величина регрессии составляет $2/3$. В его интерпретации эта величина означает: «Это доля, в которой Сын, в среднем, менее исключителен, чем его Средний родитель»⁸¹. Ф. Гальтон считал, что возможны два объяснения регрессии. Во-первых, объяснение, связанное с представлениями об устойчивости типа, которые уже не следует принимать во внимание. Во-вторых, можно объяснить тем, что потомок только часть своих свойств наследует от родителей, а другую часть наследует, так сказать, из общей родословной линии. Эту точку зрения он пояснял аналогией: при смешивании вина и воды получается смесь, представляющая собой пропорцию двух составляющих.

Таким образом, Ф. Гальтон «пытался наследственность понять в свете корреляции и считал, что семейное сходство не более как частный случай области корреляции. Закон регрессии и закон анцестральной наследственности — статистические законы, и они наметили тот путь, по которому развивалось исследование наследственности учеником Гальтона Пирсоном. Последний определил суть этого направления, сказав вслед за Гальтоном, что наследственность есть корреляция между степенью родства и степенью сходства» (Канаев, 1972, с. 102).

К сказанному я могу добавить, что контрастные (альтернативные) свойства, наследуемость которых исследовал Г. Мендель, и переменные величины, наследуемость которых исследовал Ф. Гальтон, представляют собой в онтологическом и методологическом отношениях разные свойства, наследуемость которых вряд ли можно описывать одним способом. Поэтому вполне ожидаемо, что наследуемость различных свойств описывается разными законами. Развитие идей в области теории наследственности шло таким образом, что доминирующей оказалась корпускулярная концепция наследственности. Это обстоятельство сказалось на том, что законы Г. Менделя стали интерпретироваться как основополагающие, а закон регрессии Ф. Гальтона — как частный случай, справедливый при определённых условиях. Однако на современном уровне зна-

⁸¹ «It is the proportion in which the Son is, on the average, less exceptional than his Mid-Parent» (Galton, 1889, p. 97).

ний соотношение между ними следует трактовать в обратном порядке: идеи Ф. Гальтона являются основополагающими, а законы Г. Менделя — это частный случай, описывающий наследуемость искусственно выведенных «чистых» линий. Соответственно, возникает проблема: возможно ли представления об устойчивости воспроизводства линий, выводимых искусственным способом, распространить на природные явления? Эта проблема является частью более широкой проблемы устойчивости организации, воспроизводящейся в череде поколений, означающей, что организмы обладают способностью противостоять внешним воздействиям или компенсировать их. Тогда возникает вопрос: какие «механизмы» обеспечивают эту способность? Поскольку палеонтологические данные свидетельствуют, что организмы меняются с течением времени, то оказывается, что механизмы устойчивости несовершенны и неспособны компенсировать все воздействия. Соответственно, можно поставить вопросы: какие «механизмы» обеспечивают изменение организмов? Как они связаны с ДНК и другими возможными способами, обеспечивающими развитие? Но сначала следует изложить представления А.И. Шаталкина о наследственности.

3.5. Реляционная теория наследственности в представлении А.И. Шаталкина

Эта теория наследственности была предложена А.И. Шаталкиным в дополнение к корпускулярной теории. Различение этих двух типов наследственности основывается им на противопоставлении *предикативного* и *конструктивного* подходов (Шаталкин, 2012). Первый подход нацелен на описание тел посредством *признаков*. По мнению А.И. Шаталкина, описание индивида через генотип и фенотип является именно предикативным описанием. В контексте второго подхода делается описание *конструкции* (организации), т.е. вычленяются элементы и устанавливаются отношения между ними, причём связывающие отношения в целом следует рассматривать как *организацию*. В этом контексте следует говорить о двух типах наследственности, дополняющих друг друга. Во-первых, это корпускулярная наследственность, путём матричной передачи специфических факторов обеспечивающая сходство между представителями разных поколений по составу элементов (белков и фермен-

тов). Во-вторых, это реляционная наследственность, обеспечивающая сходство организаций представителей разных поколений. Предлагавшиеся способы, обеспечивающие это сходство — биологическое поле, память и инерцию, — обсуждались в предыдущих разделах. Однако А.И. Шаталкин делает упор на то, что сходство организаций представителей разных поколений обеспечивается регуляторными механизмами.

Свои идеи А.И. Шаталкин возводит к представлениям Ж.Б. Ламарка, причём *«ламаркизм в качестве исследовательской программы можно определить как изучение ответной реакции организма на действие среды и возможности её (реакции организма) передачи в ряде последовательных поколений»* (Шаталкин, 2015, с. 9). По его представлению, в ламаркистской программе в первую очередь исследуется реакция организмов на неблагоприятные действия среды. Эта реакция имеет регуляторный характер, т.е. в оптимальных условиях физиологические показатели организмов соответствуют адаптивной норме⁸², а в неблагоприятных условиях происходит отклонение параметров от нормы. Таким образом, организмы реагируют не на сам фактор среды, а на отклонение физиологических параметров от нормы, и регуляция направлена на восстановление нормы.

Целостное образование, которым является организм, характеризуется пространственной архитектурой, задаваемой элементами и их отношениями. Поэтому только целостный объект (а не его часть) может быть субстратом отношений (реляционным субстратом). Согласно А.И. Шаталкину, минимальным реляционным субстратом является клетка. Таким образом, реляционная наследственность оказывается связанной с «передачей структурных аппаратов клетки, на базе которых в новом организме будут развёртываться специфические отношения в процессе исполнения регуляторных функций. Сами отношения не передаются, но лишь воспроизводятся в процессе развития» (Шаталкин, 2015, с. 15).

Свои представления А.И. Шаталкин излагает в контексте противопоставления ламаркизма и неodarвинизма. С одной стороны, такой подход позволяет более точно очертить нужную проблему. Так, например, в отношении нового признакового состояния полу-

⁸² Правильнее было бы сказать, что показатели организмов соответствуют *физиологической*, а не адаптивной норме.

чается, что в случае матричного типа наследования переход в новое состояние достигается сразу в следующем поколении, тогда как постепенное достижение нового состояния, происходящее при длительных модификациях, следует рассматривать как аналоговое наследование (Шаталкин, 2015). Также такое противопоставление помогает понять различие в методах: «ламаркизм и неodarвинизм ставят по-разному проблему приспособления. Ламаркизм говорит о путях управления геномом, считая, что соответствующие механизмы вполне могли возникнуть в процессе эволюции. Среда в этом случае через эти механизмы может изменять и сами организмы. Неodarвинизм, напротив, утверждает, что наследственность (геном) может быть изменена лишь в результате случайных мутаций генов, тем самым снимает проблему управления геномом как ненаучную. Отсюда следует принципиально разная стратегия в использовании средств изменения организмов. Генетики действуют на организм искусственными мутагенами (радиация, химические вещества), которые в естественных условиях встречаются редко и которые могут вызвать не только мутацию, но и нарушить работу регуляторных механизмов. Напротив, ламаркисты используют обычные факторы среды, с которыми организмы постоянно сталкиваются и которые способны мягко воздействовать на регуляторные и управленческие контуры, не разрушая их» (Шаталкин, 2015, с. 107).

Но, с другой стороны, такое постоянное сопоставление осознанно или неосознанно приводит к перениманию стиля аргументации, используемого неodarвинистами. В результате чего в теории, развиваемой А.И. Шаталкиным, основной упор ставится на «механизмы», в которых ход событий задаётся начальными условиями, а причинная последовательность направлена от нижележащих уровней организации к вышележащим. Разумеется, он учитывает, что организм представляет собой целостный объект и регулирует функционирование своих частей, но в его представлении оказывается, что целостность находится как бы на заднем плане и никак не проявляет себя. Таким образом, выдвигание А.И. Шаталкиным на первый план молекулярных «механизмов» как регуляторов функционирования организма проявляется в преувеличенном значении корпускулярной (генетической) наследственности. По сути, реляционную концепцию наследственности он излагает на генетиче-

ском языке. Так, эпигенетическую наследственность А.И. Шаталкин представляет как частный случай реляционной наследственности. Также, по сути, он разделяет современную мейнстримную точку зрения, что «Эволюция осуществляется главным образом в результате (1) образования новых генов под обеспечение возникших новых потребностей, (2) за счёт увеличения спектра белковых молекул через альтернативный сплайсинг, (3) за счёт включения генов через разные механизмы в тех клетках, в которых до этого они были неактивны, (4) в результате изменения параметров экспрессии уже существующих генов, а также (5) за счёт образования новых сочетаний кодируемых генами функциональных продуктов, через взаимодействие которых специфицируется процесс развития» (Шаталкин, 2016, с. 374–375).

Если рассматривать соотношение между генетической (молекулярной) и реляционной (клеточной) наследственностями как соотношение между наследственностями, определяющими материальный субстрат (элементы) и организацию (отношения между элементами), то оно предполагает наличие связи между ними. Однако такая связь в представлении А.И. Шаталкина явно имеет односторонний характер. Так, длительные модификации, касающиеся, в том числе, и изменения анатомических структур, А.И. Шаталкин объясняет как обусловленные изменением работы (активности) генов, допустим, транскрипционных факторов. Но в этом случае должна быть предшествующая история, результатом которой было формирование разных вариантов развития. Соответственно, транскрипционные факторы обеспечивают переключение развития на тот или иной путь. Но как вырабатывается впервые новый путь развития?

В случае как генетической, так и реляционной концепции базовым является понятие *наследственности*, результатом которой, как правило, объясняется сходство разных поколений. Однако, как показали опыты Г. Менделя, несходные особенности также передаются следующему поколению, причём во многих случаях в латентном состоянии. Как заключает А.И. Шаталкин, для решения этой проблемы необходимо перейти к причинной интерпретации наследственности. В случае корпускулярной концепции считается, что сходство предков и потомков обеспечивается передачей наследственных факторов (генов).

Однако у многоклеточных организмов сходство свойств достигается в результате развития, «Поэтому, чтобы понять явление наследственности, нам надо расшифровать основные механизмы и этапы становления признаков в процессе развития. Развитие является функцией всего организма. Можно поэтому предположить, что наследственность, т.е. сходство родителей и детей является результатом устойчивости развития и определяется активностью всего организма. Этот второй подход в понимании наследственности может быть назван физиологическим или в более общих терминах реляционным» (Шаталкин, 2015, с. 120). По мнению И.И. Шмальгаузена, об идеях которого в отношении наследственности подробно будет говориться в одном из следующих разделов, устойчивость фенотипа в череде поколений обеспечивается регуляторными механизмами. Многочисленные опыты показывают, что такая регуляция исходит из окончательного анатомического (морфологического) состояния, которое, по сути, должно интерпретироваться как фактор целостности. Как замечает А.И. Шаталкин, идея существования такого фактора целостности плохо обоснована вплоть до настоящего времени. Так, концепция биологического поля, предложенная А.Г. Гурвичем в качестве целостного фактора, сталкивается с различными проблемами, описанными выше. Таким образом, на этой основе пока ещё не построена логически непротиворечивая теория. По мнению А.И. Шаталкина, в современных условиях пока следует применять кибернетический подход, основанный на метафоре «чёрного ящика». С этой точки зрения можно принять, что «Мы не знаем, что такое наследственность в качестве характеристики целостного организма, но мы можем её изучать, действуя на организм определёнными средовыми факторами и фиксируя ответную реакцию у организма и его потомков. Наша главная задача в этом случае будет заключаться в том, чтобы выявить феноменологические закономерности в изменении наследственности в ряду поколений» (Шаталкин, 2015, с. 127).

Среда определяет реализацию многих наследственных потенций, нередко важных. Так, многие организмы существуют в определённом интервале температур. Также у многих растений, обитающих в умеренной зоне, формирование генеративных структур зависит от прохождения фазы с отрицательными температурами. С этой точки зрения физиологическая норма соотносится со спектром

условий, в которых обитает популяция. Поскольку некоторые внешние условия являются фактором, запускающим реализацию определённых наследственных потенций, то эти внешние условия составляют потребность организма для проявления наследственности. Таким образом, их можно рассматривать как наследственную потребность. С этой точки зрения «Наследственность есть сходство родителей и детей, отвечающее их адаптивной норме» (Шаталкин, 2015, с. 134).

При изменении условий организмы уже не в состоянии полностью реализовать свою наследственность (достичь физиологической нормы), что можно оценить по разным показателям. В частности, в качестве наиболее часто используемого показателя выступает плодовитость или продуктивность популяции. Чтобы восстановить физиологическую норму в новых условиях организм вынужден перестраиваться таким образом, чтобы включить новые условия в качестве факторов, обеспечивающих реализацию наследственных потенций. Такое восстановление достигается путём перенастройки регуляторных механизмов. С этой точки зрения можно говорить о двух типах потребностей. Первый тип охватывает потребности организма к условиям, в которых он существует длительное время, т.е. к которым он адаптировался. Удовлетворение этих потребностей обеспечивается физиологическими регуляторными механизмами. Второй тип охватывает потребности, появляющиеся в новых условиях, в которых физиологические механизмы не в состоянии обеспечить прежнее морфофункциональное состояние. По мнению А.И. Шаталкина, в этом случае включаются (эпи)генетические компенсаторные механизмы. И снова возникает ситуация, уже описанная выше: эти генетические компенсаторные механизмы могут обеспечить лишь переключение с одного пути развития на другой. Но как вырабатывается новый путь развития?

Выше я уже приводил некоторые версии деления признаков на две группы по разным основаниям. А.И. Шаталкин, ссылаясь на Т.Д. Лысенко, указывает следующие две группы признаков. Во-первых, это признаки, возникшие в результате адаптации к новым условиям жизни, т.е. связанные с физиологической нормой и, следовательно, с наследственностью в понимании Т.Д. Лысенко. Во-вторых, это признаки, не зависящие от изменений среды: «менделирующие» и надвидовые. В этом контексте наследственность пер-

вого типа основывается на соотношении между средой и организмом, причём «Эволюционно сложившееся адаптивное единство организма со своей средой обеспечивается соответствующим обменом веществ, т.е. на реляционной основе. Специфический обмен веществ, следовательно, и является материальной основой наследственности данного типа» (Шаталкин, 2015, с. 144).

Поскольку при изменении среды нарушается обмен веществ, то организм стремится восстановить утраченное равновесие с помощью различных регуляторных механизмов, благодаря чему формируется новая физиологическая норма, и на этой основе складывается новая наследственность. Как отметил А.И. Шаталкин (2015, с. 145): «В рамках своего подхода к явлению наследственности Т.Д. Лысенко никак не обозначил роль мутаций. Однако они важны, поскольку могут вести к разрушению адаптивной нормы». На мой взгляд, здесь проявляется чрезмерное пристрастие А.И. Шаталкина к генетическим и эпигенетическим механизмам. Действительно, генетическая наследственность обуславливает развитие, в том числе и элементов организации — структурных белков. Если мутация затрагивает эти белки или другие структурные элементы и, например, вместо красной окраски лепестков получается белая, то она никак не изменяет организацию как архитектуру, следовательно, не влияет на адаптивную норму. Соответственно, нет необходимости в регуляции эффекта, вызываемого такой мутацией. Если же результатом действия мутации является невозможность исполнения функции какого-либо белка, то организм с такой мутацией будет нежизнеспособным. Таким образом, генетическая наследственность, точнее, её нарушения либо не требуют регуляции, либо не могут быть отрегулированы, следовательно, генетические мутации не имеют значения в контексте реляционной концепции наследственности.

Для понимания характера реляционной наследственности необходимо напомнить следующий существенный момент. Исследователями до Ч. Дарвина проблема наследственности не ставилась. Соответственно, проблема сходства предков и потомков решалась в терминах размножения, воспроизводства. С этой точки зрения свойства следует делить на две группы: устойчиво воспроизводящиеся и воспроизводящиеся неустойчиво. Физиологическая реакция на новые условия как раз устойчиво воспроизводится у боль-

шинства представителей данного вида, причём эта устойчивость повышается с каждым поколением. В отличие от неё менделирующие признаки в естественных условиях воспроизводятся как раз неустойчиво (отсутствует единообразие признаков). Ещё одна категория устойчиво воспроизводящихся признаков — это организационные видовые и надвидовые признаки, но их воспроизводство не зависит от родителей.

Таким образом, в контексте представлений о воспроизводстве выделяются две категории признаков: 1) устойчиво воспроизводящиеся, которые включают две подкатегории: А) организационные признаки, независимые от родителей, и Б) признаки, формирующиеся в новых условиях, воспроизводство которых зависит от родителей; 2) неустойчиво воспроизводящиеся признаки: менделирующие и другие признаки, которые можно квалифицировать как случайные. В контексте представлений о наследственности признаки также делятся на две категории: 1) наследуемые, причём их наследуемость описывается сложным законом в случае менделирующих признаков, и 2) ненаследуемые, проявление которых зависит от внешних условий. За пределами этой схемы оказываются организационные видовые и надвидовые признаки.

В отношении устойчивого воспроизводства организации необходимо заметить, что разные элементы этой организации обладают различной степенью устойчивости по способности противостоять внешним воздействиям. Более того, развитие некоторых органов нередко требует определённых внешних факторов в качестве индукторов, что жизненно важно в умеренных условиях с наличием отрицательных зимних температур. Следовательно, внешние воздействия необходимо разделить на две группы. Во-первых, внешние факторы, которые могут служить в качестве индукторов развития в условиях сезонной цикличности. Во-вторых, воздействия, которые вызывают реакцию организма, но не привязанную к определённому сезону. Во втором случае внешнее воздействие следует интерпретировать как нарушающее устойчивое воспроизводство организации, т.е. как отклонение от развития типичной формы в изменённых условиях. Соответственно, при наступлении прежних условий также должен произойти возврат к воспроизводству типичной организации. Такое явление широко распространено, и оно обозначается термином *длительная модификация*.

И вот здесь следует сказать несколько слов об идее наследования приобретаемых признаков, активно поддерживаемой неоламаркистами вплоть до наших дней. Логическую неувязку в объяснении неоламаркистов, определяющую неуспех этого направления, обнаружил ещё Ю.А. Белоголовый. Эта нелогичность не была осознана неоламаркистами XX столетия, как и сторонниками эпигенетической теории эволюции, поэтому я приведу довольно длинную цитату: «У последней школы остаётся одна коренная недомолвка, это то, что для неё при допущении физиологических факторов изменения морфологических признаков, организм как таковой всё-таки представляется в виде комплекса морфологических особенностей. Вследствие этого эта школа невольно впадала постоянно в противоречие сама с собой, так как ей нужно было одновременно доказать и изменяемость признаков в силу физиологических факторов и стойкость таких изменений и главное их независимость от физиологических факторов. Это противоречие создало уязвимое место этой школы, его ахиллесову пяту, вопрос о так называемых благоприобретённых признаках, т.е. о признаках, полученных в силу физиологических факторов и уже в дальнейшем не изменяемых под их влиянием. Этот вопрос, сам по себе представляющий полнейший *nonsens*, явился между тем как раз тем пунктом, о который разбивались воззрения этой школы, так как она ставилась на открытую физиологическую точку зрения и не решалась признать полную зависимость строения органов от существующего в каждую данную единицу времени соотношения факторов окружающей среды и организма, неуклонно изменяющегося за их изменением. А это обстоятельство естественно вытекало из её точки зрения и не могло быть высказано лишь в силу унаследованных от прошлых времён воззрений на организмы, как на комплексы морфологических особенностей, обуславливающих необходимость для её адептов признания существования стойких морфологических признаков, которые и определяли бы в каждом отдельном случае понятие о “виде”» (Белоголовый, 1915, с. 131). Здесь Ю.А. Белоголовый указывал на нелогичность представления, требующего, чтобы при возврате прежних условий наследовалась изменённая форма.

На различные нелогичные моменты этой идеи указывал Г.К. Мейстер. Так, он критиковал идею, что модификация — это нена-

следственная вариация. Он указывал на непонятность того, что считать типичной формой, а что — модификацией. Если взять пример с альпийской и равнинной формами одуванчика, то по отношению к равнинной альпийская форма является модификацией. Но по отношению к альпийской форме равнинная тоже должна считаться модификацией.

Также Г.К. Мейстер критиковал представление неоламаркистов, что организм на внешнее воздействие реагирует целесообразно, адекватно этому воздействию: «Если бы материя была построена так, как это представляют ламаркисты, то в определённых экологических условиях все растения должны быть построены по единому плану, что впрочем иногда в некоторых видах и наблюдается. Так, например в пустынной растительности суккуленты встречаются среди солянок, у видов молочая и кактусов и пр., но не только этот тип удерживается в пустыне» (Мейстер, 1934, с. 147). С этой критикой следует полностью согласиться: если в одних и тех же условиях мы наблюдаем значительное разнообразие организмов, то приходится признать второстепенность условий среды как фактора, формирующего разнообразие.

В отношении опытов П. Каммерера с окраской саламандр, его попыткой вывести тёмных саламандр так, чтобы они оставались тёмными и на светлом фоне, Г.К. Мейстер указывал на их абсурдность в логическом отношении. Он считал, что способность саламандры изменять свою окраску в зависимости от окраски грунта генетически обусловлена. На этом основании Г.К. Мейстер интерпретировал опыты П. Каммерера следующим образом: «Каммерер в соответствии с внешними воздействиями хочет лишать саламандру свойства светлеть. Подхватывая уже, чем организм обладает и обладает на основании всей своей истории, ламаркисты стремятся в опытах лишить его способности модифицировать. Из той самой модификации, которая как таковая наследственна, *они хотят сделать её наследственно ограниченной*, предполагая, что так должна была идти эволюция.

Если бы эволюция шла по законам ламаркистов, создались бы не широко распространённые более или менее приспособленные виды, а узкие эндемики, не способные приспособляться к постоянно и притом часто резко меняющимся условиям среды.

Вся постановка вопроса об эволюции с ламаркистской точки зрения основана на той принципиальной ошибке, что согласно современным генетическим установкам модификация считается не наследственной, а ламаркисты хотят её сделать наследственной» (Мейстер, 1934, с. 148).

В целом, можно сделать вывод, что представления неоламаркистов о наследовании приобретаемых признаков основаны на применении некорректных терминов для описания реальности.

Возвращаюсь к взглядам А.И. Шаталкина. Согласно его представлению, организм, благодаря регуляторным механизмам, поддерживает свою устойчивость. Эти механизмы являются частью его динамического состояния на всех фазах развития, в том числе они присутствуют и в воспроизводительных клетках. Таким образом, «Воспроизводство гамет достаточно для полного развития нового организма. Но это означает, что через клетку воспроизводится не только её регуляторный аппарат, но и то **динамическое состояние** её цитоплазматического компартмента, которое, хотя бы частично, определяет нормальное формообразование. Это динамическое состояние никогда не прерывается в ряду поколений, каждое из них начинает своё движение по жизни с клеточного уровня» (Шаталкин, 2015, с. 164).

Вполне очевидно, что для поддержания устойчивости *многоклеточного* организма *клеточных* регуляторных механизмов недостаточно. Многоклеточный организм, по сравнению с клеткой, обладает эмерджентными свойствами. А.И. Шаталкин такие свойства описывает в терминах сети. Иерархическая структура сетей выражает динамическую целостность организма. На низшем уровне сети определяют пространственную клеточную архитектуру, как внутреннюю, так и внешнюю. Они регулируют обмен (поток) веществ, а также собственную архитектуру путём удаления одних узлов и создания других. Сети регулируют прохождение сигналов по своим линиям и узлам. Также А.И. Шаталкин считает, что сети можно рассматривать как аналоговую наследственность и что адаптация организма к новым условиям происходит путём изменения генных сетей.

По мнению А.И. Шаталкина, именно сети формируют устойчивость морфотипа (архетипа, плана строения), который он трактует как «устойчивое, архетипическое ядро фенотипа» (Шаталкин,

2015, с. 167). С этой точки зрения генетики исследуют фенотипическую реакцию организма на мутации, т.е. на внутренние возмущения, тогда как Т.Д. Лысенко и его сторонники изучали реакцию организма на внешние возмущения.

Давно выявленная учёными независимость изменений генотипа и фенотипа друг от друга тем не менее требует согласования этих двух компонентов для минимизации затрат и оптимизации жизнедеятельности. По мнению А.И. Шаталкина, такое согласование осуществляется с помощью перестройки генома: «Смысл задачи состоит в изменении генома таким образом, чтобы жизнедеятельность организма осуществлялась как в слаженно работающем автомате, без необходимости постоянно поддерживать её за счёт работы регуляторных механизмов, чтобы те включались как и раньше лишь тогда, когда это организму нужно, чтобы компенсировать неблагоприятное воздействие кратких изменений среды» (Шаталкин, 2015, с. 185–186). Совершенно справедливое утверждение: автоматизация жизнедеятельности должна затрагивать процессы на всех структурных уровнях. Вопрос в том: ведут ли известные способы изменения генома к достижению этой цели?

Появлению белка с новыми функциями может способствовать перетасовка экзонов. Также, согласно Ю.В. Чайковскому (2006), выработка белка с необходимыми свойствами способствует генетический поиск. Однако перепробывание случайным методом разных вариантов, пусть даже и с использованием тонкой настройки, будет энергетически и время затратным действием, мало чем отличающимся по своей сути от аналогичного процесса, основанного на мутациях. Следовательно, чтобы способ выработки белка с нужными свойствами был эффективным, необходимо существование *проекта* белка с такими свойствами. А «генетический поиск» в данном случае сводится к нахождению способа трансформации уже имеющегося белка в белок с нужными свойствами, т.е. к выработке матрицы, способной кодировать необходимый белок.

В целом, согласно современным представлениям функция ДНК заключается в обеспечении клетки необходимым количеством структурных белков и ферментов. Если рассматривать организацию как то, что воспроизводится в череде поколений, то в этом контексте геном не может рассматриваться как аппарат наследственности, т.е. он не может представлять собой фактор, обеспечи-

вающий сходство организаций предков и потомков (Шаталкин, 2015). Таким образом, основная проблема заключается в определении фактора, обеспечивающего устойчивость воспроизводства организации в изменчивых и изменяющихся условиях среды.

3.6. Замена модификаций мутациями как основа устойчивости развития

С конца XIX века распространяются представления, что зародышевая субстанция (наследственное вещество) содержит в себе факторы, определяющие формирование в онтогенезе любых свойств индивида. С этой точки зрения устойчивость воспроизводства организации обеспечивается тем, что приобретаемые в индивидуальной жизни свойства (модификации) замещаются свойствами, обусловленными наследственными факторами, т.е. модификации замещаются мутациями.

К этой идее Л. Морган⁸³ пришёл на основании исследования поведения животных. Для описания явления он использовал следующие применяемые многими исследователями понятия: *вариация* (наследственное изменение зародышевого вещества, проявляющееся в свойствах индивида) и *модификация* (свойство, приобретенное в ходе индивидуальной жизни), а также *врождённая однородность* (congenital uniformity) и *природная пластичность* (innate plasticity). Последние два понятия антагонистичны и взаимодополнительны, причём первое из них соотносится с видовой и расовой определённой, а второе — с индивидуальной неопределённостью. С помощью этих понятий Л. Морган построил следующую схему: при изменении условий формируется адаптивная модификация. Параллельно происходят вариации двух типов: одни происходят в том же направлении, что и адаптивная модификация, другие — в противоположном направлении, т.е. уменьшают эффективность модификации. Соответственно, естественный отбор будет поддерживать первые вариации и устранять вторые. При сохранении такой ситуации в течение многих поколений врождённые вариации, постепенно накапливаясь, перестроят наследственность так, что она будет обеспечивать тот же эффект, что и модификация (Morgan, 1896; Морган, 1899).

⁸³ Конви Ллойд Морган (Conway Lloyd Morgan; 1852—1936) — английский этолог и психолог.

Джеймс Болдуин⁸⁴ исходил из того, что индивидуальное развитие представляет собой процесс постепенной адаптации к окружающей среде на основе специфических врожденных наследственных импульсов. Также он считал, что между врожденными (congenital) и приобретенными признаками нет резких различий, поскольку наследственный импульс (hereditary impulse), развиваясь в определённой среде, приобретает тенденции, диктуемые данной средой. Наследственный импульс достаточно определён в тех условиях, когда не требуются приспособление (accommodation) и модификация (Baldwin, 1902).

Обладают преимуществом те индивиды, которые способны обеспечить корректировку (adjustments) функций или структур и адаптацию в меняющихся условиях среды. Таким образом, сохраняются те вариации, которые способны к широким модификациям, по сравнению с теми вариациями, которые малоспособны к модификациям. По мнению Дж. Болдуина, этот процесс регулируется *органическим отбором*, который в отличие от естественного отбора, отсеивающего индивиды целиком, работает с реакциями особи, т.е. сохраняются те формы, «в которых *врождённая вариация каким-то образом либо «совпала», либо коррелировала с индивидуальными приспособлениями, которые служат для доведения существ до зрелости.* Вариации, которые помогают существам в их борьбе за существование, когда определённый врожденный вклад будет полезным, будут поддержаны процессами приспособления и, таким образом, накапливаться до достижения совершенства определённых признаков и функций»⁸⁵. Им дано определение органического отбора как «сохранение и развитие врожденных вариаций в результате индивидуального приспособления»⁸⁶.

⁸⁴ Джеймс Марк Болдуин (James Mark Baldwin; 1861—1934) — американский психолог, философ и социолог.

⁸⁵ «in which congenital variation is in some way either 'coincident' with, or correlated with: the individual accommodations which serve to bring the creatures to maturity. Variations which aid the creatures in their struggle for existence will, where definite congenital endowment is of utility, be taken up by the accommodation processes, and thus accumulated to the perfection of certain characters and functions» (Baldwin, 1902, p. 38).

⁸⁶ «the perpetuation and development of congenital variations in consequence of individual accommodation» (Baldwin, 1902, p. 151).

Аналогичные идеи выдвигали и русские исследователи. Так, Е.И. Лукин⁸⁷ впервые в 1935 году в «Учёных записках Харьковского государственного университета» высказал идею, касающуюся связи ненаследственных и наследственных вариаций, которую затем развил (Лукин, 1939) и более подробно описал в монографии «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов», опубликованной в 1940 году. Его идея основывается на сходстве (параллелизме) ненаследственной и наследственной изменчивости, охватывающем все типы свойств: морфологические, физиологические, биохимические и т.д. Также он указывал на широкое распространение в природе ненаследственной изменчивости, варианты которой обозначаются как *морфы*. Они характеризуются воспроизводимостью при определённых изменённых внешних условиях и возвратом к дикому типу при возвращении прежних условий.

Критикуя ламаркистскую точку зрения о *переходе* ненаследственных изменений в наследственные, Е.И. Лукин приводил доводы в пользу *замены* ненаследственных изменений наследственными. Он исходил из того, что ненаследственные изменения индивидов, индуцируемые внешней средой, чрезвычайно разнообразны, причём из этих изменений лишь немногие оказываются полезными в данных условиях, остальные же элиминируются естественным отбором. Генотипическая изменчивость имеет случайный характер, но также разнообразна. Полезные генотипические изменения, сходные с ненаследственными морфами, отбираются в борьбе за существование.

В данном случае Е.И. Лукин ставит вопрос: и ненаследственные, и наследственные варианты имеют сходное фенотипическое выражение, т.е. и те, и другие обеспечивают особям победу в борьбе за существование, почему же в конце концов закрепляются именно наследственные изменения? Но он отметил условность деления изменений на ненаследственные и наследственные. В таком случае основная проблема заключается в характере взаимодействия генов и внешних условий: «чем больше наследственно закреплён признак, тем меньше *специфичность* воздействия внешних условий на его развитие и тем больше возрастает *автономность* действия гена. Внешние условия по-прежнему *необходимы* для развития

⁸⁷ Ефим Иудович Лукин (1904—1999) — российский зоолог и гидробиолог.

признака, но они играют меньшую роль в “оформлении” его. Значит, ген, обуславливающий развитие ненаследственной тёмной окраски, обладает *иными свойствами*, чем ген, вызывающий развитие наследственной окраски» (Лукин, 1940, с. 264). По мнению Е.И. Лукина, эволюция, главным образом, идёт по пути специализации, которая обуславливает сужение нормы реакции потомков по сравнению с предками. Точно также происходит сужение нормы реакции при замене ненаследственных (фенотипических) изменений наследственными (генотипическими) изменениями.

Согласно Е.И. Лукину, основной причиной замены ненаследственных изменений наследственными является «большая автономность от среды последних изменений по сравнению с первыми» (Лукин, 1940, с. 266). Эта замена обуславливает следующие преимущества: 1) наследственные приспособительные свойства, развивающиеся автономно, дают преимущество своим обладателям по сравнению с индивидами, у которых развитие сходных свойств индуцируется внешними условиями, 2) большая автономность развития наследственного свойства даёт преимущество своим обладателям при сезонных и случайных изменениях внешних условий по сравнению с индивидами, у которых развитие сходных свойств зависит от конкретных внешних условий.

Следует отметить один важный момент в представлениях Е.И. Лукина. Так, не отрицая плейотропное действие генов, он считал корреляции недостатком индивида и предполагал, что независимость проявления генов будет их преимуществом: «естественный отбор, без сомнения, постепенно устраняет всякие вредные корреляции и благоприятствует таким образом образовавшимся в результате гибридизации комбинациям генов, которые будут давать наилучший эффект при действии внешней среды. Итак, разрушение нежелательных корреляций — вот что, может быть, достигается при переходе от фенотипических признаков к аналогичным генотипическим» (Лукин, 1940, с. 272). Очень важно, что эта точка зрения Е.И. Лукина основывается на идее мозаичности индивидов, которая является основополагающей концепцией дарвинизма и неodarвинизма.

Касательно модификационной изменчивости он признавал, что «способность к широким модификационным изменениям выгодна в биотопах с резко меняющимися условиями, т.е. там, где специа-

лизация является вредной, и организмы, быстро меняя свою фенотипическую “оболочку”, хорошо приспосабливаются к изменениям среды» (Лукин, 1940, с. 275).

Позже он несколько смягчил свою позицию в отношении роли ненаследственных изменений. В первую очередь ненаследственные изменения он разделил на три группы: 1) адаптивные модификации, т.е. изменения, адаптивные к факторам, их вызвавшим, 2) изменения, согласующие цикл развития с сезонными изменениями условий, 3) косвенные изменения (коррелятивные модификации), т.е. изменения, связанные с изменениями, относимыми к первым двум группам. Также он признал широкое распространение в природе адаптивных модификаций и *активность* организмов в их приспособлении к среде. Крайне интересно, что он интерпретировал ламаркистское представление организма как «жалкой игрушки всемогущих стихий» (Лукин, 1942, с. 250). Однако это утверждение верно лишь по отношению к одному из направлений неоламаркизма (точнее, жоффруизма), в котором первостепенное значение придаётся прямому влиянию параметров внешней среды. Сам Ж.Б. Ламарк и многие его последователи как раз признавали *активность* организмов по отношению к среде, тогда как именно в дарвинизме признаётся *пассивность* особей. Как раз по отношению к дарвинизму можно сказать, что в контексте этой теории особь представляется как «жалкая игрушка естественного отбора».

Концепция *косвенного отбора* была предложена В.С. Кирпичниковым⁸⁸. Он, как и Е.И. Лукин, исходил из параллелизма ненаследственной и наследственной изменчивости. Однако он считал, что отбор идёт на *адаптируемость*, т.е. на способность индивидов адаптироваться к колебаниям внешних условий или, другими словами, на способность формировать полезные морфозы (модификации). Согласно его представлению, морфозы являются массовыми, т.е. охватывают почти всю данную популяцию (Кирпичников, 1935, с. 781). При повторяемости условий в каждом новом поколении в данной популяции будут образовываться те же самые морфозы.

Согласно В.С. Кирпичникову, по отношению к среде следует оценивать не адаптивность индивида в целом, а адаптивность отдельных органов или признаков. Соответственно, адаптивность

⁸⁸ Валентин Сергеевич Кирпичников (1908—1991) — российский генетик.

признака в зависимости от условий среды можно описать колоколообразной кривой, в которой вершина соответствует условиям среды, при которых адаптивность определённого морфоза равна 100%. При изменении условий уже другой морфоз будет обладать 100% адаптивностью, поэтому кривая адаптивности признака будет сдвигаться. Поскольку разные признаки обладают различной пластичностью и различной адаптируемостью, то адаптивность организма в целом будет определяться корреляцией органов. С этой точки зрения «При изменении условий существования сейчас же обнаруживается различная степень пластичности различных признаков животного или растения и корреляция эта оказывается сейчас же нарушенной. *Восстановление такой корреляции, которую можно назвать корреляцией приспособляемости, имеет огромное значение и достигается естественным отбором по наиболее основным и наименее пластичным признакам*» (Кирпичников, 1935, с. 792).

Основная идея В.С. Кирпичникова направлена на объяснение, по сути, ламаркистской схемы эволюции. Так, при изменении условий прежний морфоз замещается новым морфозом, и при возврате прежних условий, казалось бы, снова должен заново проявиться старый морфоз. Однако, как полагается, возврата старого морфоза не происходит, а воспроизводится новообразованный морфоз. В.С. Кирпичников предложил следующую гипотезу. При изменении условий образуется новый морфоз, а также происходит перестройка корреляций между группой органов, влекущая за собой изменение некоторых признаков, связанных с новым морфозом. При возврате прежних условий новая корреляционная структура оказывается в состоянии обеспечить удовлетворительную адаптивность организма без возврата к старому морфозу. Внешне этот процесс может быть воспринят как закрепление ненаследственного морфоза. Однако с внутренней стороны, по мнению В.С. Кирпичникова, он обеспечивается сложным механизмом: «Этот процесс — процесс кажущегося закрепления массовых приспособительных модификаций одних признаков путём естественного отбора по другим признакам, функционально связанным с ними, — мы называем “косвенным” подбором» (Кирпичников, 1935, с. 795). Вполне очевидно, что предложенная В.С. Кирпичниковым гипотеза совершенно не предполагает замены морфозов мутациями, т.е. она принци-

пиально иная по сравнению с идеями Л. Моргана, Дж. Болдуина и Е.И. Лукина.

Позже В.С. Кирпичников утверждал, что такое закрепление модификаций не является кажущимся, оно реально происходит: «Отбираются мутации, изменяющие генотип в направлении адаптивной модификации, т.е. увеличивающие сложность всех частей организма в условиях изменившейся среды и изменившейся структуры пластичного органа. Отбираются мутации, уничтожающие ненужную изменчивость пластичного органа — изменчивость, направленную в сторону приспособления к исчезнувшим теперь условиям среды. Такие мутации возникают случайно и отбираются в борьбе за существование, а не появляются под прямым влиянием изменений, происходящих в соматических клетках. Как и всегда, естественный отбор идёт на базе всегда многочисленных дарвиновских неопределённых изменений. Адаптивные модификации становятся наследственными через отбор и только через отбор» (Кирпичников, 1940, с. 133). Очевидно, точка зрения В.С. Кирпичникова изменилась в сторону сближения с концепцией замены морфозов (модификаций) мутациями.

Также он принял и концепцию автономизации — замену внешних факторов развития внутренними, которая выражается «в замене модификаций соответствующими им по фенотипу мутациями» (Кирпичников, 1940, с. 134), хотя и не согласился с тем, что автономизация влечёт за собой сужение нормы реакции.

Критически проанализировав различные точки зрения на проблему параллелизма модификационной и мутационной изменчивости в работах Л. Моргана, Дж. Болдуина, Г. Осборна, Е.И. Лукина, Г.Ф. Гаузе, И.И. Шмальгаузена, К. Уоддингтона и некоторых других исследователей, В.С. Кирпичников увидел их общность. По его мнению, характерные черты данной гипотезы заключаются в следующем. Естественный отбор является фактором, обеспечивающим приспособляемость индивидов к меняющимся условиям среды. Приспособляемость выражается в образовании необратимых модификаций, а также в совершенствовании регуляции процессов развития и жизнедеятельности. Модификации способствуют дифференциации вида на географически или экологически изолированные группы. Совпадающий (органический, косвенный, стабилизирующий) отбор закрепляет модификации. Следствием совпа-

дающего отбора является автономизация (стабилизация) развития (Кирпичников, 1944).

Идея Е.И. Лукина простимулировала эксперименты, проделанные на инфузориях коллективом исследователей по руководством Г.Ф. Гаузе⁸⁹ (Галл, 2005), который для проверки в опыте переформулировал эту идею следующим образом: «Случайное повышение исходного приспособления в результате генотипического усиления должно суммироваться с величиной адаптивной модификации и давать бóльшую величину общего приспособления, выгодную организму. Только при таком суммировании приспособлений естественный отбор сможет усиливать адаптивные модификации похожими на них врождёнными приспособлениями организмов» (Гаузе, 1940, с. 108). В результате одной серии опытов обнаружилось, что адаптация в общем представляет собой постоянную величину, т.е. чем выше «врождённая» устойчивость инфузорий к солёности воды, тем ниже величина модификации. При более высокой скорости приучения к солёности воды клоны инфузорий разделились на две группы, в которых тоже наблюдалась отрицательная зависимость между «врождённой» устойчивостью и модификацией, однако эти две группы сильно различались по величине общей приспособленности (Гаузе, 1940). По сути, было обнаружено, что при определённых условиях проведения опыта величина реакции концентрируется в двух областях устойчивости, между которыми нет перехода. Иными словами, реакция на стрессирующие условия носит дискретный характер.

В опытах на выработку устойчивости к хинину — веществу, с которым инфузории не сталкиваются в естественных условиях, выявлено, что модификации имеют небольшую величину по сравнению с «врождённой» устойчивостью, но зависимость между «врождённой» устойчивостью и модификацией носит тот же отрицательный характер. По мнению Г.Ф. Гаузе, важно то, что во всех вариантах опыта не было комбинаций с высокой «врождённой» устойчивостью и высоким уровнем модификации (Гаузе, 1940), т.е. «суммирования приспособлений» не происходит.

Итак, «Естественный отбор на большую величину приспособления будет, следовательно, приводить к тому, что будут сохра-

⁸⁹ Георгий Францевич Гаузе (1910—1986) — российский микробиолог и эволюционист.

няться клоны с генотипически ослабленным исходным приспособлением, но с генотипически усиленной адаптивной модификацией. Этот вывод из экспериментальных данных прямо противоположен тому, чего можно было бы ожидать на основании гипотезы Лукина» (Гаузе, 1940, с. 114). К тому же самому выводу привели и опыты со смешанными культурами инфузорий.

Идею устойчивости развития К. Уоддингтон⁹⁰ основывал на представлении о канализованности морфогенетических реакций, которые ведут «примерно к одному определённом конечному результату, несмотря на небольшие отклонения в условиях в течение хода реакции» (Уоддингтон, 1944, с. 394). Аргументы в пользу этой точки зрения он находил в эмбриологии и в генетике. В первом случае К. Уоддингтон указывал на то, что ткани могут дифференцироваться по нескольким возможным путям, однако дифференцировка невозможна по промежуточному пути между ними. Также небольшие отклонения от пути развития регулируются. В генетическом отношении канализация (буферность) генотипа заключается в постоянстве дикого типа. Согласно К. Уоддингтону развивающуюся систему можно представить как ряд альтернативных канализованных путей развития, «а среда может действовать или как стрелка, или как фактор, включающийся в систему взаимодействующих процессов, из которых вытекает забуференность путей развития» (Уоддингтон, 1944, с. 395). В данном случае среда выступает как элемент развития, но в конкретном случае часто невозможно точно выяснить — какую роль играет воздействие среды: переключателя на альтернативный путь развития или модификатора уже имеющегося пути.

Согласно К. Уоддингтону сначала действие среды модифицирует существующий путь развития. Затем модифицированный путь развития может остаться неканализованным, тогда развитие по этому пути требует обязательного действия среды, причём ответ пропорционален воздействию. Если же модифицированный путь развития канализуется, то среда действует как переключатель. Следующим этапом будет замена первоначальной внешней детерминации пути развития внутренней, генетической. Для него был предложен термин *генетическая ассимиляция*. Теоретическим ос-

⁹⁰ Конрад Хэл Уоддингтон (Conrad Hal Waddington; 1905—1975) — английский биолог.

нованием для введения этого термина послужила следующая гипотеза. Так, предполагалось, что при необычных условиях организмы могут отреагировать адаптивно. После канализации новый признак может образовываться даже в случаях, когда организмы возвращаются в прежние условия. В этом случае механизмом служит «ассимиляция» генотипом «приобретённого признака», и он окажется независимым от конкретных внешних факторов. По мнению К. Уоддингтона, проведённый им эксперимент обосновывает эту гипотезу (Waddington, 1953). Поскольку К. Уоддингтон ссылаясь на стабилизирующий отбор И.И. Шмальгаузена и этому эксперименту придаётся большое значение сторонниками эпигенетической теории эволюции, то его следует проанализировать подробно.

Сначала следует подчеркнуть три обстоятельства. Во-первых, для исследований был отобран штамм (strain) дрозофил дикого типа из окрестностей Эдинбурга, который обладал способностью терять поперечные жилки на крыльях при температурном шоке (при содержании куколок при температуре 40° в возрасте 21–23 часов), т.е. этой способностью обладали не все особи дикого типа. Во-вторых, К. Уоддингтон прямо указал, что «нет оснований полагать, что фенотипия в природе имела бы какую-либо адаптивную ценность»⁹¹. В-третьих, внешнему стимулу (температурному шоку), которому были подвергнуты куколки, они никогда не подвергались в естественных условиях. Эти обстоятельства указывают на существенное отклонение от представлений И.И. Шмальгаузена, который считал, что эволюция представляет собой строго адаптивный процесс. Отбор проводился в двух линиях. В одной оставляли особей с проявившимся эффектом, в другой — особей с диким типом.

В первой линии была достигнута канализация эффекта: сначала наблюдался устойчивый рост особей без поперечных жилок (при старте в 33.8% у отобранных особей дикого типа), а, начиная с 18-го поколения, количество особей без поперечных жилок превышало 95%. Было отобрано несколько линий, среди которых эффект проявлялся без температурного шока, причём при содержании при 18° эффект был почти 100%, тогда как при 25° показатели были существенно ниже. Скрещивание этих линий с диким типом показало, что признак «отсутствие поперечных жилок» является рецессивным.

⁹¹ «no reason to believe that the phenocopy would in nature have any adaptive value» (Waddington, 1953, p. 118).

Однако попытка добиться канализации дикого типа при температурном шоке показала следующее. Сначала (до 16-го поколения) количество особей без поперечных жилок снизилось до 6.7%, но затем снова стало подниматься, достигнув в 21-м поколении 27.03%. После чего проявилось очередное снижение, достигнув в 23-м поколении 13.61%. Далее опыт не был продолжен.

Согласно К. Уоддингтону, в результате экспериментов гипотеза была верифицирована, причём «Предложенная гипотеза, предполагавшая, что если животное, подвергнутое необычным условиям окружающей среды, развивает какой-то ненормальный фенотип, который полезен в этих условиях, отбор не только увеличит частоту возникновения этого благоприятного результата, но также будет стремиться стабилизировать его формирование, и новое развитие может стать настолько сильно канализованным, что оно продолжает иметь место, даже когда окружающая обстановка возвращается к нормальной. Для ряда событий такого рода может быть предложено название “генетическая ассимиляция”»⁹². Действительно, в *искусственных условиях*, используя *подходящий материал*, можно добиться стабилизации определённых признаков. Для обоснования этого утверждения совершенно необязательно проводить какой-либо эксперимент, так как материалов по одомашниванию животных и окультуриванию растений вполне достаточно для такого обоснования. Но только все эти данные никакого отношения к *естественным* процессам не имеют, о чём, кстати, свидетельствуют вышеприведённые результаты опытов Г.Ф. Гаузе, да и сам К. Уоддингтон это признавал: «Эти эксперименты, конечно же, искусственны в первую очередь потому, что ответы на внешние стимулы на самом деле не являются естественным избирательным преимуществом, но только рассматриваются экспериментатором как таковые»⁹³.

⁹² «The hypothesis which was put forward suggested that if an animal subjected to unusual environmental conditions develops some abnormal phenotype which is advantageous under those circumstances, selection will not merely increase the frequency with which this favorable result occurs, but will also tend to stabilise the formation of it, and the new development may become so strongly canalised that it continues to occur even when the environment returns to normal. For a series of events of this kind, the name “genetic assimilation” may be suggested» (Waddington, 1953, p. 125).

⁹³ «These experiments are, of course, artificial in the first place because the responses to the environmental stimuli are not actually of any natural selective advantage, but are only treated as such by the experimenter» (Waddington, 1957, p. 175).

Также К. Уоддингтон для объяснения развития предложил модель *эпигенетического ландшафта*, представляющую собой систему долин на наклонной плоскости. В этой модели склоны долин рассматриваются как имеющие разную крутизну и высоту. Соответственно, регуляция развития возможна, если склоны покатые. Если же склоны крутые и высокие, то развитие оказывается детерминированным (Уоддингтон, 1947). В этой модели развитие представляется как движение по сложно разветвлённой системе долин, в которой долины могут как разветвляться, так и сливаться. В случае если долины разветвляются на одном уровне, то выбор направления развития может осуществляться случайным образом в результате незначительного колебания условий, в которых осуществляется развитие. Если же одна из долин располагается выше другой, то переход в эту долину возможен в случае возмущения, достаточного для преодоления порога.

В контексте этой модели регуляция развития объясняется следующим образом. Различные возмущения переводят развитие со дна долины на склон. При достаточной высоте склона и его крутизне развитие снова возвращается на дно долины. Таким образом, развитие восстанавливается после нарушения. Для обозначения такого способного к регуляции пути развития К. Уоддингтон предложил термин *креод* (creode). Креод характеризуется двумя особенностями. Во-первых, это *креодный профиль*, описывающий крутизну креода от начального до конечного состояния. Вполне очевидно, что на разных участках (фазах развития) эта крутизна может быть различной. На участках с высокой крутизной за определённый период происходит много изменений, тогда как на участках с небольшой крутизной за тот же период происходит гораздо меньше изменений. Во-вторых, это форма поперечного сечения долины в эпигенетическом ландшафте. Она характеризует способность системы возвращаться к нормальному развитию при возмущениях, и в данном случае можно говорить об интенсивности, степени или крутизне канализации (Waddington, 1957).

Гипотезу замены модификаций мутациями, а также свою гипотезу генетической ассимиляции К. Уоддингтон переформулировал в модели эпигенетического ландшафта. В отношении экспериментов Г.Ф. Гаузе К. Уоддингтон высказался в том смысле, что Г.Ф. Гаузе формулировал своё описание так, как будто действие гена

совершенно не зависит от окружающей среды, тогда как сам К. Уоддингтон действие генов понимал как контролирование реакции организма на внешние обстоятельства. На этом основании К. Уоддингтон считал, что отрицание Г.Ф. Гаузе органического (стабилизирующего) отбора не обосновано. В контексте модели эпигенетического ландшафта объясняемое явление описывается следующим образом. Параллельно креоду существует альтернативный путь развития, отделённый от креода порогом той или иной высоты. Внешнее воздействие заключается в том, что оно переводит развитие на альтернативный путь. Устойчивое развитие по альтернативному пути достижимо тремя способами. Во-первых, внешний стимул может замениться мутантным аллелем. Это случай органического отбора; эпигенетический ландшафт при этом не меняется. Генетическая ассимиляция обеспечивается двумя способами. В одном из них порог между путями развития понижается и можно выявить ген, который продвигает развитие на альтернативный путь. При втором способе порог исчезает полностью, причём дно долины альтернативного пути оказывается ниже; ген-переключатель в этом случае не выявляется (Waddington, 1957).

Однако К. Уоддингтон считал, что генетическая ассимиляция не означает появления новых генов, т.е. по его мнению, все гены, составляющие ассимилированный генотип, существовали в популяции уже до отбора. Он сослался на то, что в экспериментах с инбредными линиями генетическая ассимиляция не была достигнута. С этой точки зрения генетическая ассимиляция должна быть обусловлена взаимодействием большого количества генов (Waddington, 1957).

3.7. Корреляционная система как основа устойчивости развития

Известный эволюционист И.И. Шмальгаузен⁹⁴, начинавший свою научную деятельность как эмбриолог, затем много времени отдал исследованиям по различным эволюционным проблемам, по которым им опубликовано значительное количество работ, в том числе и несколько монографий. Так, первое издание монографии «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии»

⁹⁴ Иван Иванович Шмальгаузен (1884—1963) — российский биолог и теоретик.

было осуществлено в 1938 году. Указанная монография посвящена обоснованию целостности организма, которая рассматривалась И.И. Шмальгаузенем в разных аспектах и на разных структурных уровнях. В этой же книге он обосновывал точку зрения, что целостность организма обеспечивается корреляционными системами.

В отношении наследственности он заметил, что «строение наследственного материала и вообще не отличается особенно большой сложностью и что *на относительно простом* генотипе, с эволюцией животного *воздвигается всё более сложная морфогенетическая надстройка*» (Шмальгаузен, 1982, с. 59). По его мнению, именно взаимодействие частей развивающегося организма выступает как движущий фактор онтогенеза, соответственно, «Устойчивость процессов индивидуального развития объясняется сложностью связей и существованием регуляторного аппарата, простейшей формой которого и основой является подвижная организация плазмы яйца» (Шмальгаузен, 1982, с. 65).

Корреляционные механизмы усматривались им на всех стадиях развития, так что устойчивостью обладает не только развитие, но и организация: «наличие корреляционных систем вообще обуславливает известную стойкость организации. Это в корне меняет все наши представления. Ещё недавно казалось, что стойкость организации “объясняется” стойкостью наследственной субстанции и в конечном счёте прочностью (или даже “неизменяемостью”) генов. <...> При наличии сложного корреляционного механизма развития (регуляторного типа) *организм в целом* может оказаться более *стойким*, чем то, что принято называть его наследственной основой, т.е. чем генотип. Стойкость организма объясняется именно сложностью системы связей, объединяющих все его части в одно целое» (Шмальгаузен, 1982, с. 84).

Встраивая своё представление о корреляционной системе в уже существующий генетико-селекционистский понятийный аппарат и настаивая на необходимости чёткой трактовки используемых понятий, И.И. Шмальгаузен дал следующую интерпретацию основных понятий. Сначала «Нужно твёрдо условиться называть всю реализуемую организацию только фенотипом, а под генотипом понимать только ту наследственную базу, которая при данных условиях среды привела к реализации именно такого фенотипа» (Шмальгаузен, 1982, с. 108). С этой точки зрения *генотип* характеризуется опре-

делённой наследственной *нормой реакции*, а результатом нормы реакции является *фенотип*. Причём «В состав этой нормы входят и индивидуальные реакции организма, попадающего в различные условия внешней среды, т.е. способность к различным его модификациям» (Шмальгаузен, 1968, с. 21). Частными проявлениями общей нормы реакции являются *адаптивные нормы*, примерами которых будут экофены, альпийский габитус растений, воздушная и водная формы растений, сезонные формы животных.

Модификация — изменение фенотипа, обусловленное изменением внешней среды, а *мутация* — изменение фенотипа, обусловленное изменением генотипа. В новых условиях, с которыми ещё не сталкивался организм, в качестве реакции на них возникают *морфозы*. В качестве этих новых условий И.И. Шмальгаузен приводил рентгеновское излучение, различные химические вещества, высокую температуру, т.е. те факторы, с которыми организмы в естественных условиях практически не встречаются. Также к морфозам он отнёс разнообразные мутации, имеющие различное выражение в разных условиях.

Также внешней среде придаётся большое значение. Признаётся, что жизнедеятельность и развитие организма зависят от внешней среды. Соответственно, изменение среды влечёт за собой и какое-то изменение организма. Однако наличие такой связи не означает, что организация всецело зависит от среды. Так, если анализировать отдельные свойства и отдельные факторы среды, то выявляется устойчивость свойств по отношению к изменениям фактора в определённых пределах. Устойчивое воспроизводство формы в рамках определённых границ изменений факторов внешней среды И.И. Шмальгаузен обозначает как *норму реакции*. По его мнению, есть виды, которые обладают несколькими нормами реакции, например, стрелолист, водяной лютик.

Исходя из трактовки этих понятий, «Совершенно ясно, что признаки как элементы фенотипа не являются сами по себе наследственными, поскольку они представляют результат процесса развития, обусловленного как генотипом, так и средой. Все признаки приобретаются, т.е. развиваются» (Шмальгаузен, 1982, с. 109). В этом контексте также ясно, что проблема наследования приобретаемых признаков — это ошибочно поставленная проблема. Сам И.И. Шмальгаузен (1982, с. 109) считал, что правильно сформули-

рованный вопрос должен быть таким: «может ли внешний фактор [развития] быть заменён внутренним и происходит ли такой процесс замены в конкретной эволюции?»).

Важная роль в решении этой проблемы придавалась И.И. Шмальгаузену (1982, с. 136-137) историческому развитию (филогенезу): «выражение отдельной мутации, каким бы простым оно ни казалось, есть результат исторического развития всего генотипа в определённых условиях внешней среды. Отдельный признак есть исторически обоснованный результат развития всего организма в определённых условиях внешней среды. “Полезность” такого признака есть, в особенности, всегда результат исторического развития, основанного на долгом естественном отборе различных, частью очень мало заметных изменений генотипа (включая подбор генов-модификаторов). Явление его доминирования имеет также историческое обоснование, которое обеспечивает в дальнейшем достаточную устойчивость нового признака в случае его гармоничного включения в преобразуемый организм». Следует обратить внимание, что, по мнению И.И. Шмальгаузена, доминирование представляет собой *исторически выработанную устойчивость*.

Два типа изменчивости соотносились И.И. Шмальгаузену с разными структурными уровнями. Так, мутационная изменчивость интерпретировалась им как видовая, а модификационная — как индивидуальная. Также они обуславливают развитие двух типов устойчивости. Критикуя представления о фиксации модификаций, он считал, что «Правильнее было бы поставить совершенно обратный вопрос о прогрессивном развитии видовой устойчивости организма, т.е. прочного наследования (мутации являются нарушениями этой прочности наследования), и о развитии индивидуальной устойчивости организма, т.е. о возникновении “автономного” механизма развития, ведущего к определённой типичной структуре независимо от колебаний факторов среды (модификации можно бы рассматривать как нарушения “типичной” структуры)» (Шмальгаузен, 1982, с. 141). Таким образом, по мнению И.И. Шмальгаузена, устойчивость наследственного механизма связана с системой корреляций как аппаратом реализации наследственности в онтогенезе, а индивидуальная устойчивость связана с регуляторным аппаратом и автономизацией этого аппарата.

Такое «разведение» этих двух типов изменчивости по разным структурным уровням и их связь с разными аппаратами позволяет говорить о параллелизме двух процессов: «в процессе эволюции образование новых признаков путём подбора мутаций идёт одновременно с установлением определённых, также целесообразных норм реакций, определяющих полезное выражение данного признака при различных конкретно встречающихся в данной среде условиях развития. Таким образом, одновременно с новым признаком развивается и механизм, определяющий его развитие в разных условиях, т.е. устанавливаются различные его модификации» (Шмальгаузен, 1982, с. 142). Он считал, что только естественный отбор обеспечивает развитие целесообразной модификационной изменчивости. Таким образом, *«Целесообразность модификаций сама возникает только в процессе эволюции. Отдельная модификация может рассматриваться как закономерное отклонение процесса развития особи (от “нормы”) под влиянием изменения известного фактора внешней среды (по сравнению с “нормой”). Если отклонение адаптивно, то его закономерность тем более обусловлена исторически созданным внутренним механизмом развития особи»* (Шмальгаузен, 1982, с. 143). В историческом отношении адаптивное изменение вида связывалось И.И. Шмальгаузенем с *изменением* корреляционной системы, а неадаптивное — с её *нарушением*.

Итак, «устойчивость форм определяется сложностью системы корреляционных связей, их регуляторным характером и трудностью их нарушения без вреда для организма. Исторически выработанный регуляторный характер многих зависимостей допускает, однако, во многих случаях довольно далеко идущие изменения, в особенности количественного характера, которые сразу же согласуются с изменениями всех коррелятивно связанных частей» (Шмальгаузен, 1982, с. 215). Это утверждение можно понять так, что по мнению И.И. Шмальгаузена устойчивость форм можно объяснить системой корреляционных связей, не прибегая к представлениям корпускулярной наследственности или памяти.

Также И.И. Шмальгаузен придавал большое значение функциональным (эргонтическим) корреляциям, которые, по его мнению, работают на поздних стадиях развития: «Окончательная отшлифовка структур идёт в значительной мере под влиянием функ-

ции, т.е. регулируется “упражнением” и “неупражнением” органов» (Шмальгаузен, 1982, с. 216). А это означает, что система корреляционных связей изменяется и стабилизируется ламарковским принципом, что несовместимо с идеей естественного отбора.

Следует заметить, что согласно И.И. Шмальгаузену, новые свойства вырабатываются в результате дифференциации общих функций на комплекс частных функций, что влечёт за собой морфологическую дифференциацию и обособление частей и их дальнейшую специализацию. В этом процессе ведущую роль играет изменение среды, а также усиление и сужение функций, что обеспечивает адаптивные модификационные изменения.

При изменении среды на более постоянную сужается пластичность организма, причём потерявшие своё значение механизмы перестают контролироваться отбором, вследствие чего в корреляционных и реакционных (регуляционных) системах происходит беспорядочное накопление мутаций, приводящее эти системы к расстройству и распаду. Здесь надо указать на трактовку мутаций И.И. Шмальгаузеном и их роли для организма. Так, «мутации, суть которых обычно сводится к простым сдвигам во времени некоторых реакций, так часто характеризуется недоразвитием известных признаков или органов, или даже их полным выпадением» (Шмальгаузен, 1982, с. 93). Таким образом, сужение пластичности организма в постоянной среде, обусловленное утерей модификаций и воспроизводством одного фенотипа, по мнению И.И. Шмальгаузена, и позволяет ламаркистам говорить о наследственной фиксации модификаций⁹⁵.

Итак, проблему устойчивости органических форм И.И. Шмальгаузен (1945, с. 3–4) интерпретировал как проблему физиологическую: «Устойчивость организмов проявляется не в их неизменности, а, наоборот, в непрерывных изменениях химического состава, структуры, функций и даже самой внешней формы. Органические формы стойки, но и текучи в то же самое время. Форма поддерживается *организацией* потоков, их введением в определённое русло,

⁹⁵ Интересно, что это своё утверждение И.И. Шмальгаузен иллюстрировал, главным образом, примерами изменчивости растений, воображая сужение диапазона изменчивости в том или ином направлении. Конечно, его собственный материал по эмбриологии позвоночных малопригоден для аргументации этого утверждения. Тем не менее, использование воображаемых аргументов в качестве обоснования не внушает доверия к обосновываемой теоретической конструкции.

строгой направленностью основных жизненных процессов. При прекращении этих потоков, движений, изменений, форма разрушается». В данном случае в организации потоков И.И. Шмальгаузен выделил четыре аспекта. Во-первых, *целостность организации*, под которой он понимал взаимозависимость частей и взаимообусловленность изменений этих частей; она обеспечивается противоположными процессами: дифференциацией и интеграцией. Во-вторых, *автономность жизненных процессов*, т.е. их относительная независимость от внешних изменений; она обеспечивается противоположными процессами: установлением новых зависимостей от внешних факторов и их заменой внутренними факторами. В-третьих, *устойчивость индивидуального формообразования*, т.е. повторяемость форм в ряду поколений; она обеспечивается противоположными процессами: лабилизацией и стабилизацией формообразования. В-четвёртых, *косность отдельных видов*, заключающаяся в консервативности формы и отсутствии пластичности.

Согласно И.И. Шмальгаузену замена внешних факторов развития внутренними представляет собой процесс автономизации развития, который «определяется усложнением системы коррелятивных зависимостей между онтогенетическими процессами, т.е. усложнением аппарата индивидуального развития. В особенности большое значение имеет создание регуляторного аппарата, “защитающего” нормальное формообразование от его нарушений при нередких отклонениях в факторах внешней среды» (Шмальгаузен 1982, с. 165). Автономизация обеспечивает устойчивость воспроизводства формы в *колеблющихся условиях среды*, причём «Мы объясняем стабилизацию форм действием естественного отбора, неразрывно связанного с постоянной элиминацией всех неблагоприятных отклонений от приспособленного “нормального” фенотипа, каковы бы ни были источники этих отклонений. Элиминация всех “ошибочных” реакций на временные отклонения в факторах среды ведёт к выработке более автономного аппарата индивидуального развития, т.е. к стабилизации форм» (Шмальгаузен 1982, с. 165).

Здесь следует заметить, что согласно И.И. Шмальгаузену автономизация развития не означает полной независимости от условий среды. В процессе автономизации происходит наследственное закрепление единственной формообразовательной реакции. По его мнению, автономизация развития следующим образом повлияет на

формообразовательные реакции: «Если растение, прочно осевшее в горах, теряет свою способность к типичной “долинной” реакции, то это ещё не означает, что его “горная” форма будет обязательно развиваться автономно, независимо от типичных условий горного климата. Наоборот, весьма возможно, что она в долине будет развиваться просто аномально (даст неадаптивный или не вполне адаптивный морфоз), окажется мало стойкой или даже вообще не достигнет полного развития, так как она будет лишена нормальных условий, определяющих это развитие. Амфибиотическое растение, преобразовавшееся во вполне водное, теряет способность давать типичные наземные стебли и листья. Это, однако, вовсе не значит, что типичная теперь водная форма будет развиваться автономно, т.е. даст вне условий водной среды нормальное формирование. Развитие может оставаться “зависимым”» (Шмальгаузен, 1941а, с. 329–330).

Вполне очевидно, что эти воображаемые примеры не проясняют суть понятия автономизации развития, но зато позволяют «ответить» на возможную критику. Так, если горная форма при перенесении в долину даёт адаптивную модификацию, то можно сделать вывод, что автономизация развития ещё не достигнута. А если она при перенесении в долину даёт неадаптивный морфоз, то можно сделать вывод, что уже произошла автономизация развития. А так как модификации от морфозов отличаются только устойчивостью воспроизводства, то необходим длительный опыт по определению устойчивости, на основании которого можно прийти к заключению, что же всё-таки получено: модификация или морфоз? А при длительном опыте вполне очевидно начнётся адаптация горной формы к «новым» (прежним долинным) условиям среды, так что разобраться в сути происходящих процессов попросту невозможно.

Также И.И. Шмальгаузен (1941б) указывал, что в процессе стабилизации факторы развития, вызвавшие данную модификацию (например, вода при развитии водных листьев стрелолиста), могут быть заменены на другие раздражители (затенение в данном случае). Однако, если придерживаться опытных данных, то они указывают на то, что именно затенение вызывает развитие водных листьев стрелолиста. Нет таких опытных данных, которые указывали бы, что водные листья у него развиваются в воде, но не развиваются при затенении. Утверждение, что именно вода вызвала когда-то

данную модификацию у стрелолиста, основано не на опытных данных, а на предположении. Поскольку в водной среде освещённость ниже по сравнению с воздушной средой, то с равной вероятностью можно предположить, что фактором, вызывавшим развитие водных листьев стрелолиста, изначально была пониженная освещённость, а не вода.

И следует обратить внимание на следующий момент. Вполне очевидно, что современные организмы имели длительную эволюционную историю. Также очевидно, что естественные колебания внешних условий имеются на Земле с давних времён, поэтому организмы успели к ним адаптироваться. Но так было не всегда. Согласно палеонтологическим данным жизнь возникла в воде, а затем живые существа вышли на сушу. Соответственно, воздушные условия были для них новыми *впервые*. Если следовать представлениям И.И. Шмальгаузена, то в данном случае первичные реакции организмов необходимо квалифицировать как *морфозы*, которые затем становятся модификациями. Однако И.И. Шмальгаузен (1968, с. 189) изменения в таких случаях интерпретировал как *широкую мобилизацию* во всех направлениях: «Если организм теряет свою приспособленность, переходя в иную и притом разнообразную среду, в которой он встречает вместе с тем благоприятные условия для существования и размножения, то это может быть связано как раз с резким ослаблением интенсивности естественного отбора. Элиминация приобретает общий, т.е. главным образом случайный характер; в остальном она сводится лишь к гибели нежизнеспособных, т.е. негармонично построенных уклонений. Так следует представлять себе завоевание организмом новых и достаточно широких пространств в природе». Получается, что широкое формообразование происходит при низкой интенсивности отбора. И, надо думать, что в этом случае все морфозы, кроме нежизнеспособных, перешли в модификации, а затем произошла замена внешних факторов развития на внутренние.

Аналогичный процесс предполагается в случае одомашнивания животных и окультуривания растений, а также в случае разведения лабораторных животных. Однако при этом И.И. Шмальгаузен отметил, что малоспециализированные древние формы (курица, собака, овца) дали большое разнообразие пород, тогда как специализированные формы (утка, гусь, кошка, лошадь) такого разнообра-

разия пород не дали. В данном случае непонятен принцип отнесения форм к специализированным и неспециализированным. Похоже, что степень специализации была определена *petitio principii*: специализированными формами признаны те, которые дали небольшое разнообразие пород. Но, например, в случае насекомых, «древние» формы (стрекозы, тараканы, подёнки), которые по идее должны быть менее специализированными, оказались менее изменчивы, по сравнению с «молодыми» (двукрылые, перепончатокрылые, чешуекрылые). То есть соотношения оказываются противоположными, чем это полагается теорией.

3.8. Представления М.А. Шишкина об устойчивости организации и развития

М.А. Шишкин⁹⁶ признаётся биологами как создатель эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ), осуществивший синтез идей И.И. Шмальгаузена и К. Уоддингтона. У этой теории не так много активных сторонников (Раутиан, 1993; Гродницкий, 2002; Расницын, 2002; Васильев, 2005; Михайлов, 2016). Анализ самой ЭТЭ требует много места, соответственно необходима отдельная работа, поэтому в данном разделе будет обсуждаться только идея устойчивости развития и организации, обсуждаемая М.А. Шишкиным.

Устойчивость онтогенеза трактуется М.А. Шишкиным как устойчивость к его *нарушениям*. По его мнению, устойчивость онтогенеза обеспечивается максимальной защитой развития фенотипической (адаптивной) нормы посредством отбора (Шишкин, 1981). Адаптивная норма в этом случае интерпретируется как *типичная морфофизиологическая организация* (Шишкин, 1987, с. 77).

Трактовка устойчивости онтогенеза как некоего свойства, формирующегося в процессе репарации нарушений, предполагает, что какие-либо внутренние факторы развития, направляющие его по строго определённой пути, отсутствуют. В противном случае устойчивость онтогенеза следовало бы понимать как устойчивость траектории развития, которая обеспечивается внутренними факторами. Собственно говоря, это утверждение следует из факта omnipotentности зиготы. Также это утверждение означает, что устой-

⁹⁶ Михаил Александрович Шишкин (род. 1936) — российский палеонтолог и эволюционист.

чивость к нарушениям должна обеспечиваться внешними по отношению к морфогенезу данного органа факторами. Но, по мнению М.А. Шишкина, такая устойчивость обеспечивается *саморегуляцией*.

Согласно М.А. Шишкину, саморегуляция осуществляется на основе обратной связи, причём, чем совершеннее регуляция, тем больше скрытый резерв изменчивости. С этой точки зрения, «Эффект малых мутаций в норме может проявляться лишь на поздних стадиях, когда морфогенезы отдельных органов уже слабо взаимодействуют и становятся адаптивно зависимыми от внешних и функциональных воздействий» (Шишкин, 1981, с. 42). По мнению М.А. Шишкина (1981), это же объяснение приложимо и к онтогенезам мозаичного типа, тем более, что между регуляционным и мозаичным типами онтогенеза нет чёткой границы. Благодаря саморегуляции онтогенез в целом и отдельные морфогенезы представляют собой канализованную последовательность изменений, исправляющую все отклонения на пути к осуществлению конечного результата развития.

По представлению М.А. Шишкина, неважен способ нарушения фенотипической нормы, так как и у модификаций (фенокопий), и у мутаций одинаковый фенотипический эффект. В любом случае в результате нарушения нормы в популяции возникает неустойчивость, выражающаяся в увеличении спектра изменчивости. Затем происходит стабилизация, сопровождающаяся уменьшением спектра изменчивости, причём «Все сходные адаптивно ценные фенотипы одинаково вовлекаются в отбор и их гаметы комбинируются; в полученном потомстве выбраковываются уклоняющиеся варианты, и, таким образом, достигается всё большая устойчивость в реализации новой нормы. В итоге синтезируется новый генотип (точнее, класс генотипов с общей системой модификаторов), обеспечивающий эту устойчивость» (Шишкин, 1984б, с. 204). По мнению М.А. Шишкина, этот процесс и есть генетическая ассимиляция К. Уоддингтона.

Важным моментом в представлении М.А. Шишкина об устойчивости онтогенеза является интерпретация этой устойчивости, выражаемая в различных отождествлениях. Так, М.А. Шишкин отождествляет *наследственность* и *устойчивость*: «наследственность есть выражение стабильности целостного индивидуального

развития» (Шишкин, 1984а, с. 119–120), или понятие «наследственности, которое на самом деле означает системную устойчивость осуществления организации, а не свойство дискретных материальных носителей» (Шишкин, 2006, с. 195). По его мнению, в результате отбора создаётся новая организация генотипа, обеспечивающая устойчивость воспроизводства фенотипа посредством контролируемого им индивидуального развития.

Следующим отождествлением является отождествление *устойчивости* и *приспособленности*⁹⁷: «Историческое выживание наиболее приспособленных означает сохранение и создание отбором всё более устойчивых типов организации, способных противостоять максимально широкому спектру возмущений. Чем шире и разнообразнее этот спектр, тем большее число нейтрализующих ответных реакций требуется от организма, чтобы в итоге он мог реализовать одно из допустимых для него изоморфных нормальных состояний» (Шишкин, 1987, с. 79). Согласно М.А. Шишкину, рост приспособленности (устойчивости) ведёт к усложнению и повышению интегрированности морфофизиологической организации. Этот вывод «логически вытекает из рассмотрения организма как целостной системы; но он и в самом деле становится необъяснимым, как только мы пытаемся заменить организмы в качестве объектов отбора мозаикой их наследственных факторов.

Все виды, поскольку они обладают адаптивной нормой, одинаково приспособлены к своей среде обитания (т.е. к своему спектру допустимых возмущений) и, следовательно, равноценны в том качестве, которое можно назвать их относительной устойчивостью. Однако они могут быть в принципе сопоставлены и по абсолютной устойчивости, т.е. степени того разнообразия внешних факторов, эффект которых они в состоянии релаксировать. Этот показатель, как видно из вышесказанного, является мерой их организованно-

⁹⁷ В терминологическом отношении следует указать, что в настоящее время *приспособленность* и *адаптивность* интерпретируются не как синонимы, а как понятия с разным значением. Так, приспособленность (fitness) есть количественное представление естественного отбора; она связывается с репродуктивным успехом особи, обусловленным её генотипом. Адаптивность (adaptedness) — это способность организмов с помощью морфофизиологических и поведенческих реакций вырабатывать соответствие внешней среде. Эти значения М.А. Шишкин не разделяет, однако в анализе его отождествления устойчивости с приспособленностью различие этих понятий необходимо иметь в виду.

сти, т.е. и мерой прогресса» (Шишкин, 1987, с. 79). В этой цитате следует обратить внимание на два момента. Во-первых, Ч. Дарвин рассматривал особь как мозаику признаков, поэтому некорректно дарвинизм считать предшественником ЭТЭ М.А. Шишкина. Во-вторых, М.А. Шишкин различает *относительную* и *абсолютную* устойчивость. Поскольку синонимом устойчивости по его утверждению является приспособленность, то, следовательно, можно говорить об относительной и абсолютной приспособленности. В случае относительной устойчивости имеется в виду именно *адаптивность*. Но вот, что такое абсолютная приспособленность в понимании М.А. Шишкина? Поскольку речь идёт о релаксации эффектов, вызываемых внешними факторами, т.е. о независимости от их действия, то, соответственно, в данном случае речь идёт не об адаптивности, а именно о *приспособленности*. Таким образом, М.А. Шишкиным одним термином обозначены разные понятия.

Приспособленность связывается им с энергетическими затратами организма: «Поскольку рост абсолютной устойчивости, или приспособленности, сопряжён с усложнением организации, т.е. движением ко всё менее вероятному состоянию, то эволюция уводит организмы всё далее от термодинамического равновесия, что возможно лишь за счёт всё более высокого уровня потребления энергии извне. Таким образом, рост организованности (устойчивости) связан с увеличением энергетических затрат, скорость продукции энтропии является её существенным показателем» (Шишкин, 1987, с. 80).

Устойчивость отождествляется М.А. Шишкиным также с целесообразностью, причём он не различает *целесообразность* и *целенаправленность*. Согласно его точке зрения, «Устойчивость результата нормального развития означает целенаправленность этого процесса. Оба эти определения характеризуют одно и то же — способность к саморегуляции конечного состояния. Целеполагающее (телеономическое) поведение устойчивой материальной системы проявляется в том, что, будучи выведена из состояния равновесия, она реагирует так, что в конечном итоге возвращается к нему. Соответственно для описания таких процессов в физике и химии используются финалистические формулировки (принцип Ле-Шателье и т.п.)» (Шишкин, 1987, с. 81). В данном случае термином *целенаправленность* обозначена именно *целесообразность*.

Считается, что устойчивость закрытых систем представляет собой термодинамическое равновесие, а открытые системы находятся на удалении от термодинамического равновесия, и их устойчивость представляет собой «устойчивое неравновесие» (Бауэр, 1935). В данном случае в отношении причинно-следственных связей М.А. Шишкин (1987, с. 81–82) считает, что «Представление о целенаправленном поведении системы не означает, конечно, признания зависимости протекающих событий от будущих условий. Оно лишь отражает тот факт, что конечные результаты элементарных изменений в системе определяются общими свойствами её самой и не могут быть сведены к прямым механическим следствиям этих изменений. Система как целое или вообще не реагирует на элементарное воздействие, или переходит в одно из своих альтернативных состояний (модификаций). Другими словами, телеономическая зависимость обнаруживается при сопоставлении событий или свойств, отвечающих разным иерархическим уровням системы, а именно при сопоставлении её медленно меняющихся параметров (характеризующих её целостное поведение) и быстро варьирующих значений её элементов (динамических переменных). Финалистическая форма описания таких соотношений отражает принципиальную невозможность их каузального описания, ибо свойства целого несводимы однозначно к состояниям его элементов».

Согласно М.А. Шишкину, общая теория онтогенеза может быть построена на следующих основаниях: «1. Развитие есть цепь обуславливающих друг друга структурно целостных состояний. 2. Каждое из них на период своего существования определяет ход и согласование отдельных морфогенетических процессов (т.е. действует как “энтелехия” по Дришу). 3. Реализация этих процессов каждый раз имеет следствием определённое нарушение устойчивости целого и восстановление её затем на новом уровне, контролирующем дальнейшую дифференциацию. 4. Поскольку в ходе развития организация зародыша усложняется, каждое новое состояние целостности стабилизируется на всё большем удалении от истинного равновесия» (Шишкин, 1987, с. 82). По мнению М.А. Шишкина, с этими основаниями (предпосылками) согласуется теория биологического поля А.Г. Гурвича. Как было обосновано в предыдущей главе, теория биологического поля противоречива в своих основаниях. На её основе невозможно создать непротиворечивую теорию

онтогенеза. Собственно говоря, в дальнейшем М.А. Шишкин теорию биологического поля никак не использует в своих построениях. Создаётся впечатление, что ссылка на эту теорию понадобилась ему лишь для того, чтобы включить эквифинальность в такой теоретический контекст, в котором хоть как-то обосновывается целесообразность.

Приспособленность и целесообразность также отождествляются М.А. Шишкиным с *наследственностью*. Это понятие «означает передачу фенотипических свойств от родителей к детям; но “передача” означает здесь не что иное, как *устойчивость осуществления* таких свойств в онтогенезе потомства» (Шишкин, 2006, с. 181).

Ещё один синоним *устойчивости* — *уравновешенность со средой* — М.А. Шишкин поясняет следующим образом. Устойчивая (квазиравновесная) система не «запоминает» своих флюктуаций, следовательно, не эволюционирует. При флюктуации, выходящей за пределы регуляционных способностей системы, устойчивость системы нарушается, но она восстанавливается, но уже в состоянии нового равновесия с изменённой средой. В устойчивом состоянии в определённых пределах регуляционных способностей система отвечает обратимыми флюктуациями на внешние воздействия, тем самым она находится в состоянии равновесия с обратимыми изменениями среды (Шишкин, 1987).

Следует также указать на соотношение между наследственностью и отбором в понимании М.А. Шишкина (2010, с. 5): «Наследственность (устойчивость) — *не партнер* естественного отбора, а *его продукт*, выступающий как системное свойство развития». Иными словами, устойчивое воспроизводство каких-то свойств не представляет собой исходный материал, подверженный отбору, а оно создаётся отбором из материала, неустойчиво воспроизводящегося.

Итак, центральным элементом представлений М.А. Шишкина является теория системы развития, целью которой является описание связи фенотипа с генотипом. Основами такой теории являются представление Р. Гольдшмидта об обусловленности фенотипических отклонений количественными сдвигами внутри системы развития, модель эпигенетического ландшафта К. Уоддингтона, описывающая структуру системы развития, и концепция генетической ассимиляции, описывающая способ перестройки эпигенетического

ландшафта. Своей задачей М.А. Шишкин видит создание непротиворечивой концепции, позволяющей связать эти идеи. Центральным понятием этой концепции является *видоспецифическая система развития*, синонимами которой будут *реактивная система* и *эпигенетическая система*.

В этом контексте параллелизм гено- и фенотипов, а также многочисленные опытные данные интерпретируют так, что, независимо от причины воздействия (внешний фактор или изменение генома), возникающий аномальный эффект отражает свойства самой системы развития. Модель эпигенетического ландшафта можно применить к описанию двух разных явлений. Во-первых, с её помощью моделируется процесс деления клеток в онтогенезе, начиная с зиготы, отражающий дифференциацию клеток и зачатков, сопровождающуюся ограничением их формативных возможностей (Waddington, 1957). Во-вторых, эта модель «позволяет изобразить путь нормального развития отдельного зачатка (и в пределе — всего организма) на фоне всего поля потенциальных возможностей его развития в пределах эпигенетической системы, свойственной данному виду. В этом случае нормальному пути соответствует глубокая долина, или креод (буквально “необходимый путь”), а альтернативным возможностям — её более пологие ответвления. Уклонение на любое из них связано с преодолением более или менее высокого порога (отделяющего эту долину от дна креода) и означает нарушение нормального хода развития» (Шишкин, 1987, с. 89). Утверждается, что развитие по креоду обеспечивается регуляцией, вследствие чего оно оказывается устойчивым (канализированным). Как правило, помимо креода, имеются ещё абберрантные пути развития, которые менее устойчивы (неканализированы). В целом, «эпигенетический ландшафт характеризует видоспецифичное пространство возможностей развития, охватывающее области устойчивого течения процесса (креоды), области наиболее вероятных абберраций (боковые долины) и зоны с минимальной вероятностью осуществления (водоразделы между долинами, которые траектория развития всегда стремится покинуть). Эта структура отражает свойства целостной динамической системы, показывая, что её реакция на возмущения зависит от того, какая точка её пространственно-временного протяжения подверглась воздействию. Чем ближе она к области креода, тем более вероятно, что весьма различные

по своей природе воздействия будут одинаково забуферены и, наоборот, в зонах неустойчивости сходные причины могут иметь глубоко различные последствия» (Шишкин, 1987, с. 90).

В этом контексте М.А. Шишкин объясняет закономерности менделевского наследования. Так, однозначное воспроизводство какого-либо свойства достигается в «чистых линиях», т.е. после достижения канализации траектории развития данного свойства. Если канализованы две разные (альтернативные) траектории развития (креоды), то при межлинейном скрещивании в общем случае можно говорить о том, что эти траектории развития представляют крайние варианты, между которыми лежит область промежуточных траекторий. Тогда в зависимости от фенотипического результата исходных линий в частных случаях возможны следующие основные варианты: 1) отсутствие единообразия гибридов первого поколения, 2) доминирование одного из креодов в первом поколении, 3) фенотипический результат, отличающийся от результатов, получающихся в ходе развития по креодам, и обусловленный развитием по промежуточной траектории. В ходе онтогенеза выбор траектории развития обуславливается фактором, осуществляющим воздействие в точке разветвления траекторий развития. В этом контексте объясняется нестабильность выражения мутационных аномалий, получаемых в опытных условиях, поскольку необходима канализация этих аномалий (выведение «чистых линий»), после чего при скрещивании таких выведенных «чистых линий» получаются менделевские количественные закономерности. С этой точки зрения «менделевский фактор — это не материальная частица, а отношение между двумя устойчивыми альтернативными состояниями эпигенетической системы (“чистыми линиями”), выявляемое в гибридном анализе. Это отношение не существует вне сравнения указанных состояний. Число менделевских генов, которым определяется анализируемый признак в данной системе скрещиваний, означает не что иное, как число двоичных выборов между последовательными ветвлениями канализированных траекторий, которое должно быть сделано в системе развития гибрида, чтобы получить в итоге один из родительских фенотипов» (Шишкин, 1987, с. 98).

Поскольку М.А. Шишкин позиционирует себя как продолжателя эволюционного направления, которое развивал И.И. Шмаль-

гаузен, то следует указать на расхождения между концепциями этих двух исследователей.

Так, И.И. Шмальгаузен различал модификационную и мутационную изменчивости. М.А. Шишкин считает, что одинаковые фенотипы нельзя строго разделить на обусловленные мутациями и обусловленные модификациями. По его мнению, признаки следует различать лишь по степени устойчивости их воспроизводства.

Также И.И. Шмальгаузен считал, что дефинитивную организацию обуславливает *корреляционная система*, обеспечивающая взаимосвязи между органами. Согласно М.А. Шишкину дефинитивную организацию обуславливает *генотип*. Хотя на первый взгляд таким фактором может быть признана видоспецифическая эпигенетическая система (эпигенетический ландшафт), которая интерпретируется как «целостная динамическая система с ограниченным и структурированным пространством возможных конечных состояний, среди которых нормальный (адаптивный) финал соответствует равновесию системы, а вся область потенциальных фенотипических отклонений — её более или менее неустойчивым флуктуациям. Любое отклонение итога развития от равновесия в ответ на повреждающее воздействие всегда представляет собой системную реакцию, выбор которой определяется не спецификой повреждающего фактора (например, типом мутации), а лишь мерой, местом и временем возмущения, вносимого им в ход развития» (Шишкин, 1987, с. 107). Однако признаётся, что эпигенетический ландшафт (система развития) определяется «общей организацией (генотипом) зародышевой клетки», что система развития состоит из огромного количества взаимодействующих *элементов (динамических переменных)*, в том числе и элементов генома, и характеризуется *параметрами* — альтернативными состояниями видового фенотипа. С этой точки зрения «Итоговое сравнение двух эволюционных концепций приводит к заключению, что первая из них (эпигенетическая) является по существу гораздо более “генетической”, чем та, с которой связано это определение. Такие фундаментальные эмпирические обобщения генетики, как устойчивость нормы (“дикого типа”) по сравнению с абберациями и способность к их поглощению; нарушения менделевского наследования, выражаемые в понятиях экспрессивности и пенетрантности; гетерогенность любых классов фенотипов; зависимость признаков от гено-

типа в целом; влияние отбора на их доминирование, — всё это, как мы видели, относится к основополагающим понятиям эпигенетической теории, но не находит выражения на языке противоположной концепции. Синтетическая теория исходит на деле не столько из реальных достижений хромосомной генетики, сколько из абстракций раннего менделизма, опиравшегося на однозначное соответствие генов и признаков и отождествление эволюционных новшеств с заменой генов» (Шишкин, 1987, с. 118).

3.9. Недостатки эпигенетической концепции развития

Прежде чем перейти к критическому разбору материала, изложенного в предыдущих разделах этой главы, необходимо напомнить, что согласно современным данным информация, записанная на ДНК, обеспечивает синтез структурных и регуляторных белков, ферментов и нескольких типов РНК. Никакие морфологические признаки и физиологические и поведенческие реакции в ДНК не закодированы. Даже если такую информацию и возможно записать на ДНК, то нет механизмов, обеспечивающих её считывание и реализацию. Таким образом, роль корпускулярной наследственности сводится к передаче из поколения в поколение информации, обеспечивающей производство макромолекул — структурных и подсобных элементов, из которых строится клетка. Из сказанного следует, что только на основе корпускулярной наследственности невозможно объяснение развития. Собственно говоря, генотип не определяет ни развитие, ни организацию. Следовательно, можно предположить существование структуры, несущей информацию об организации индивида и о пути её достижения в онтогенезе. Соответственно, в функцию такой структуры должен входить контроль активности генов с целью обеспечения организма необходимыми ему структурными и другими элементами. Очевидно, что эпигенетическая (реляционная) концепция в определённом смысле⁹⁸ и претендует на роль такой концепции наследственности, в которой описывается эта структура. Таким образом, эта концепция наслед-

⁹⁸ Поскольку эпигенетическая теория позиционируется как концепция, альтернативная преформизму, то в её основе должна лежать не структура, а процесс (Поздняков, 2019б). Об этом немного говорится далее, хотя тема требует подробного исследования.

ственности не должна рассматриваться как альтернатива корпускулярной, а должна рассматриваться как концепция, дополнительная ей и нацеленная на объяснение устойчивости воспроизводства организации. Однако, приведённый выше обзор представлений разных авторов показывает, что в их логической структуре есть определённые изъяны, основные из которых следующие.

3.9.1. Значение терминологии (языка описания)

Если понимать теорию (гипотезу, концепцию) как понятийный язык, с помощью которого производится описание естественных явлений, то проблема используемого понятийного аппарата приобретает первостепенное значение.

Значение понятийного языка для новой теории очень хорошо понимал В. Иогансен: «Из всего вейсмановского арсенала понятий и категорий невозможно ничего использовать. Это хорошо установленный факт, что язык — это не только наш слуга, когда мы хотим выразить или даже скрыть наши мысли, но также он — наш хозяин, подавляющий нас с помощью понятий, связанных с находящимися в обращении словами. Этот факт является причиной, почему желательно создать новую терминологию во всех случаях, когда новые или исправленные концепции разрабатываются. Старые термины в основном скомпрометированы их применением в устаревших или ошибочных теориях и системах, из которых они выносят осколки неадекватных идей, которые не всегда безобидны для развивающегося понимания»⁹⁹. Собственно, В. Иогансен полностью отказался от вейсмановских терминов и создал свой понятийный аппарат, с помощью которого он описывал наследование и развитие.

Значение понятийного аппарата очень хорошо понимается и в наше время: «язык любой теории отражает её исходные установки,

⁹⁹ «Of all the Weismannian armory of notions and categories it may use nothing. It is a well-established fact that language is not only our servant, when we wish to express — or even to conceal — our thoughts, but that it may also be our master, overpowering us by means of the notions attached to the current words. This fact is the reason why it is desirable to create a new terminology in all cases where new or revised conceptions are being developed. Old terms are mostly compromised by their application in antiquated or erroneous theories and systems, from which they carry splinters of inadequate ideas not always harmless to the developing insight» (Johannsen, 1911, p. 132).

и попытки использовать его в иной системе взглядов приводят к эклектическому смешению понятий и принципов. Такая практика неизбежно затемняет для читателя альтернативный характер объяснений, предлагаемых новой теорией. Так произошло и с ЭТЭ. Хотя её основатели и ввели ряд ключевых понятий, отражающих системные свойства развития как объекта эволюции (эпигенетический ландшафт, онтогенетические траектории и их канализация, автономизация развития, устойчивость как выражение регулятивных корреляций и т.д.), тем не менее они продолжали широко пользоваться редуccionистскими понятиями генетики без истолкования их на языке своей теории» (Шишкин 2006, с. 184). Однако сам М.А. Шишкин почему-то считает, что использование им *редуccionистского генетического языка* делает развиваемую им собственную концепцию свободной от эклектики и логических ошибок. Но так ли это?

Иное толкование старых терминов в контексте другой теории не позволяет решить проблему, поскольку на поверхность выносятся «осколки неадекватных идей». Например, М.А. Шишкин, обосновывая, что декларируемая классической генетикой однозначная связь ген—признак не соответствует «действительным соотношениям», тем не менее, сам описывает перестройку онтогенеза с использованием генетических терминов, в частности пишет о *генетической неоднородности*. С современной точки зрения ген — это последовательность ДНК, в которой закодирована информация о структурных белках и ферментах. Всего насчитывается примерно 30–40 тысяч генов. Поэтому следовало бы конкретизировать, что понимается под *генетической неоднородностью* в контексте эпигенетической теории эволюции? Очевидно, что все имеющиеся гены передаются потомству, т.е. генетическую неоднородность нельзя понимать так, что разным детёнышам досталось различное количество генов. Ошибки репликации генома (Шишкин 1984а, с. 127), в том числе у клонов за счёт рекомбинации при эндомейозе (Шишкин 1984б, с. 206) могут произвести широкий спектр изменений функций белков: от полной невозможности исполнения функции (при таких нарушениях зародыш будет погибать на ранних стадиях развития) до почти незаметного ухудшения эффективности. Вполне очевидно, что регуляция таких изменений может приводить к трём эффектам. Во-первых, регуляция может полностью

нивелировать функциональные изменения, так что на фенотипическом уровне не будет заметных проявлений. Во-вторых, функциональные изменения заметны и они не нивелируются регуляторными системами. Результатом будет фенотипическое изменение, обозначаемое как «мутация». В-третьих, при полной невозможности исполнения функции зародыш будет погибать на ранних стадиях развития. Соответственно, второй случай соотносится с кругом явлений, описываемых корпускулярной наследственностью и синтетической теорией эволюции. Да и в первом случае можно говорить о резерве генетической изменчивости, скрытой за «диким типом», т.е. явление вполне описывается с применением понятийных средств СТЭ. Таким образом, использование генетической терминологии позволяет достаточно приемлемо описать явления как в контексте обеих теорий, т.е. изменение значений терминов не даёт нового понимания.

Выбор (и создание) понятийного аппарата (языка описания) в значительной мере зависит от постановки проблемы. Например, в представлениях М.А. Шишкина об эпигенетической системе важнейшее значение придаётся *связи между фенотипом и генотипом*. Действительно, в процессе осуществления тело строится из различных структурных белков, информация о которых хранится в ДНК, соответственно, эпигенетическая система должна контролировать механизмы реализации этой информации. Однако, если целью теории (гипотезы) является объяснение *осуществления организации* (и её эволюции), то это означает, что необходимо объяснить, как на основе 30–40 тысяч генов, содержащих информацию о структурных белках, ферментах и транскрипционных факторах, осуществляется несколько десятков миллионов форм, соответствующих различным видам? Если на основе такого количества генов возможно построить в тысячу раз большее количество форм, то, очевидно, причинная связь между генотипом и фенотипом вряд ли может иметь решающее значение. Тогда в объяснительной схеме центральное место должна занимать не эпигенетическая система как «механизм» связи между фенотипом и генотипом, а система, обеспечивающая осуществление той или иной формы.

Наличие терминологической проблемы понимал также И.И. Шмальгаузен (1982, с. 108): «Только чёткое разграничение понятий и ясная терминология могут помочь разрубить целый узел проти-

воречий, которые накопились вокруг вопроса о значении естественного отбора и индивидуальной приспособляемости в эволюции». Вполне очевидно, что В. Иогансен эту проблему решил радикально, предложив новые термины, и, тем самым, он полностью оборвал связь своих представлений с идеями А. Вейсмана. Если бы И.И. Шмальгаузен пошёл таким же путём, то его идеи воспринимались бы как радикально новые по сравнению с идеями предшественников, т.е. если для новой теории создать свой терминологический аппарат, то тем самым будет нарушена преемственность в ряду какой-то научной традиции, и новая теория будет интерпретироваться как возникшая с нуля, не имеющая корней в предшествующих представлениях.

Но, вполне очевидно, что новая система представлений возникает на основе каких-то прежних представлений, пусть даже и существенно переработанных. Поэтому чаще всего новая теория включается в определённую научную традицию в качестве дальнейшего этапа её развития. В XX веке только одна традиция — дарвинизм — пользовалась большим успехом среди биологов. Свои идеи И.И. Шмальгаузен рассматривал как дальнейшее развитие дарвинизма, причём свободное от ошибок, как неодарвинистов в лице А. Вейсмана и формальных генетиков, так и освобождённое от ламаркистских элементов как самого Ч. Дарвина, так и некоторых его последователей. Поэтому основная стратегия И.И. Шмальгаузена заключалась в добавлении новых представлений, главным образом, о корреляционной системе, в уже существующий генетико-селекционистский понятийный аппарат и изменение смысла понятий этого аппарата. И эта стратегия привела к созданию неадекватных построений, основанных на изменённых толкованиях таких понятий, как адаптивность, отбор, целесообразность (Поздняков, 2019г).

3.9.2. Понятие адаптивности

Большинством исследователей признаётся, что жизнедеятельность и развитие организма зависят от внешней среды. Соответственно, изменение среды влечёт за собой и какое-то изменение свойств организма и его развития. Сам процесс изменения онтогенеза описывают с применением понятия *адаптивности*, под кото-

рой традиционно понималась (и понимается) способность особей в индивидуальном развитии или в череде поколений (т.е. в филогенезе) вырабатывать морфофизиологические и поведенческие реакции, позволяющие установить *соответствие между организмом и средой*. Традиционная интерпретация эволюции как адаптивного процесса основана именно на этом значении понятия *адаптивность*. В этом контексте если *определённое свойство* соотносится с *определёнными условиями* среды, то оно признаётся *адаптивным*. Соответственно, в других условиях это свойство уже не будет адаптивным, поскольку исчезнет соответствие с ними.

Однако при изменении условий среды, изменяются только некоторые признаки (свойства), что дало основание многим исследователям делить признаки на две группы: *организационные* и *адаптивные*. Соответственно, с этой точки зрения эволюция признаков разных групп обуславливается различными факторами.

Это деление признаков на две группы оспаривал И.И. Шмальгаузен. Однако в основании его представления лежало отождествление *адаптивности* и *функциональности*. Так, он указывал, что организация обладает функциональностью¹⁰⁰, но далее утверждал, что «организация живых существ является всегда адаптивной. В любой части организма можно показать её прилаженность в строении и функциях к другим частям и даже её участие в общих жизненных отправлениях всего организма, в которых всегда ясно сказывается “приспособленность” к той среде, в которой этот организм нормально находится» (Шмальгаузен 1940б, с. 72). Такое отождествление функциональности и адаптивности некорректно. Так, функциональность относится к деятельности какого-либо органа без привязки организма к конкретным условиям обитания. А адаптивность — к эффективности функционирования органа в конкретных условиях обитания данного организма.

Также И.И. Шмальгаузен признавал существование адаптивных (полезных), нейтральных и вредных признаков. Соглашаясь с другими исследователями, что видовые особенности являются, главным образом, нейтральными, он считал, что их нельзя относить к организационным признакам, поскольку «По мере эволюции они

¹⁰⁰ Такое отождествление встречается и у других авторов. Например, А.П. Расницын (2002) пишет об адаптивном компромиссе, хотя, по сути, речь должна идти о функциональном компромиссе.

исчезают (заменяясь другими, столь же недолговечными видовыми признаками) и не становятся признаками, характеризующими более крупные таксономические единицы» (Шмальгаузен 1940б, с. 74).

В первую очередь следует указать на несовершенство используемой терминологии. Вполне очевидно, что следовало бы чётко различать *органы* и *признаки*, относящиеся к разным типам описания: конструктивному и предикатному (Шаталкин 2012). Нельзя описывать организацию в терминах признаков и перескакивать с одного способа описания на другой, что постоянно делал И.И. Шмальгаузен.

Основываясь на идее, что «В процессе эволюции происходит непрерывное накопление адаптивных признаков и отбрасывание безразличных» (Шмальгаузен 1940б, с. 74), он пришёл к выводу, что организационные признаки, характерные для отрядов, классов, типов, имеют адаптивный характер, поскольку они устойчиво воспроизводятся, а признаки, характерные для таксонов более низкого ранга, нейтральны, поскольку они в процессе эволюции заменяются другими признаками. Однако указание, что типовые признаки являются адаптивными, поскольку они позволяют организмам приспособляться к *разным* условиям существования, подразумевает совершенно иную трактовку понятия *адаптации*.

Напомню, что в традиционной трактовке термин *адаптация* подразумевает согласование строения по отношению к *конкретным* условиям обитания. Соответственно, согласно этой трактовке адаптивные свойства — это *неустойчивые* свойства, так как в соответствии с изменением условий обитаний одни адаптивные свойства сменяются другими. Но И.И. Шмальгаузен (и вслед за ним М.А. Шишкин) придал термину адаптация **противоложный смысл** — он стал трактовать адаптивность как *устойчивость воспроизводства признака*. Выше я ссылался на различие М.А. Шишкиным относительной и абсолютной приспособленности (устойчивости). Поскольку относительную устойчивость можно отождествить с адаптивностью, а абсолютную устойчивость — с приспособленностью, собственно, с репродуктивным успехом особи, то различение этих терминов приводит к следующей путанице. Так, в модели, предложенной И.И. Шмальгаузенем, изменение среды сначала трактуется как индуктор появления нового свойства, но затем формируется устойчивость воспроизводства этого свойства, интер-

претируемая как автономизация его развития, т.е. возникает независимость развития свойства от влияния среды. И все эти процессы описываются посредством одного понятия — адаптации (= приспособления).

Однако вполне очевидно, что в первой фазе происходит *адаптация* организма к изменившимся условиям в традиционном понимании этого термина. А во второй фазе формируется *приспособленность*, т.е. способность устойчиво воспроизводить какое-то свойство (в шмальгаузенском понимании — то свойство, которое сформировалось в первой фазе) в череде поколений. Для этих двух различных явлений И.И. Шмальгаузен использовал один и тот же термин, что порождает путаницу. Следовало бы использовать два разных термина для обозначения этих явлений.

Также возникает вопрос: почему адаптивный (в традиционном понимании) признак перестал быть таковым? Почему выработка новых свойств сначала требует индукции со стороны факторов внешней среды, а затем — формировании независимости от них? Эволюционная модель И.И. Шмальгаузена явно нелогична.

Напомню, что при изменении условий меняются лишь некоторые признаки, поэтому разделение всех свойств на две группы — зависимые от среды (адаптивные) и автономные (организационные) — вполне соответствует «действительным соотношениям». Соответственно, устойчивость и эволюция этих двух групп признаков должна объясняться разными факторами.

Однако признание существования различных эволюционных механизмов ставит под сомнение адаптивность изменений, индуцируемых изменением внешних условий. Собственно говоря, К. Уоддингтон признавал неадаптивность модификаций, получаемых в эксперименте с помощью теплового шока (Waddington 1953). Также И.И. Шмальгаузен приводил примеры органов, плохо устроенных для исполнения своей функции, следовательно, адаптивность таких органов неоптимальна. Против представлений об обязательной адаптивности изменений свидетельствуют многие факты. Например, существование признаков с широким диапазоном изменчивости на протяжении сотен тысяч поколений (очертание жевательной поверхности некоторых щёчных зубов у полёвковых); существование в одной среде организмов с разным строением (копытные в саваннах Африки). Таким образом, неодарвинистическое

представление, что строение индивидов настолько тонко подогнано к условиям среды, что даже небольшое изменение понижает их приспособленность, является необоснованным.

Несколько другую интерпретацию эволюционных изменений предложила Р.Л. Берг¹⁰¹. Она разделила факторы на две группы: формативные — средовые факторы, влияющие на развитие органов, и «функции, лишённые морфогенетического эффекта, не принимающие ни малейшего участия в развитии тех структур, размеры которых они контролируют» (Берг, 1964, с. 38). Хотя эти функции являются «внешними», в примере Р.Л. Берг — это опыление и расселение (распространение семян и плодов) растений. Согласно её трактовке, вторая группа факторов является факторами отбора, точнее, они играют роль «испытателей пригодности». Таким образом, в первом случае колебание параметров, характеризующих факторы, сказывается на тех или иных характеристиках органов, то факторы второй группы, сами стабильные, обеспечивают посредством отбора стабильность определённых параметров органов¹⁰².

Однако следует указать, что, согласно Р.Л. Берг (1956), осуществление стабильных (автономных) структур происходит по принципу порогового эффекта, т.е. при действии формативных факторов структура развивается лишь при достижении определённого порогового значения, причём дальнейшее изменение значения формативного фактора не оказывает влияния на параметры структуры.

В данном случае необходимо принимать во внимание характер некоторых структур. Например, твёрдый наружный (хитиновый или карбонатный) скелет беспозвоночных не в состоянии изменяться в процессе функционирования. Так, в отличие от крыла птицы, функционирование которого влияет на формирование этого органа, крыло насекомого начинает функционировать после завершения формирования. Соответственно, функция никак не может корректировать форму. Таким образом, в формировании таких органов очень высока роль внутренних факторов, и развитие приобретает мозаичный характер (Берг, 1964).

¹⁰¹ Раиса Львовна Берг (1913—2006) — российский, американский и французский генетик.

¹⁰² Здесь может быть предложена иная интерпретация (см. главу 4).

3.9.3. Понятие естественного и стабилизирующего отбора

Под естественным отбором И.И. Шмальгаузен (1940б, с. 175) понимал *«избирательное сохранение известных особей в их потомстве*, т.е. переживание и оставление потомства особями, которые чем-либо отличаются от уничтоженных или не оставивших потомства. Таким образом, мы разумеем под отбором положительный результат борьбы за существование, а не отрицательный, — выживание, а не уничтожение». По его мнению очень важно, что «Естественный отбор осуществляется только через элиминацию и без неё немыслим» (Шмальгаузен, 1940б, с. 175), причём элиминирующие факторы чрезвычайно разнообразны.

Стабилизирующий же отбор согласно И.И. Шмальгаузену (1940б, с. 53) «является фактором, при помощи которого создаются механизм наследственности и весь механизм индивидуального развития любого организма. При перестройке последнего стабилизирующий отбор создаёт новый механизм развития изменённого организма». И далее, «В результате всех этих сложных процессов перестройки с участием стабилизирующего отбора генокопий получается то, что, хотя изменение генотипа и является необходимой базой для эволюционного процесса, но не оно определяет эволюцию (ни формы её осуществления вообще, ни направления, ни интенсивности). Наоборот, *эволюция организма определяет изменение его генотипа*» (Шмальгаузен, 1940б, с. 57).

Стабилизация форм посредством естественного отбора доказывалась И.И. Шмальгаузенем рядом косвенных аргументов, причём в качестве первого аргумента приводится следующее: «Трудно себе представить развитие регуляторных механизмов иначе, как только элиминацией вредных уклонений от нормы при случайных изменениях в факторах среды или при заметном выражении мутаций» (Шмальгаузен, 1968, с. 144). Если И.И. Шмальгаузен не смог представить себе другой способ развития регуляторных механизмов, то разве это означает, что его вообще не может быть?

Надо заметить, что изложение И.И. Шмальгаузенем своих представлений о стабилизирующем отборе довольно путано, что в значительной мере обусловлено применяемой генетической терминологией, которая была очень несовершенна в то время, да и само значение «наследственного вещества» для развития организма вы-

яснилось гораздо позже. Собственно, в трактовке генетических явлений И.И. Шмальгаузен следовал представлениям Р. Гольдшмидта¹⁰³, который интерпретировал гены как ферменты, ускоряющие или замедляющие реакции цитоплазматического субстрата. Продукты генных реакций действуют на различные части зародыша, вызывая их дифференциацию. С этой точки зрения мутация как изменение наследственного фактора выражается в изменении некоторого частного морфогенетического процесса. Также И.И. Шмальгаузен придерживался представления о неспецифическом действии генов.

Поскольку И.И. Шмальгаузен не видел принципиальных различий между мутациями и модификациями, то он считал, что стабилизирующий отбор действует по отношению к индивидуальным вариациям, составленных из мутаций и модификаций, причём могут элиминироваться и те, и другие. Приведу точную цитату: «Стабилизирующим отбором мы называем, следовательно, вообще естественный отбор индивидуальных вариаций, лежащих в пределах уже установившейся, вполне приспособленной (во всех реально встречающихся условиях среды) нормы. Эти вариации состоят из многочисленных мутаций и разнообразных их комбинаций более или менее нейтрального характера, а также из случайных их модификаций. Стабилизирующий отбор идёт на основе селекционного преимущества приспособленного нормального фенотипа перед всеми генотипическими (мутации), так и фенотипическими (модификации, оказавшимися неадекватными) отклонениями от этого нормального фенотипа» (Шмальгаузен, 1982, с. 169). Однако, буквально в следующем абзаце он заявил, что «Материалом для стабилизирующего отбора являются мутации, лежащие в пределах установившегося фенотипа. Это, конечно, нельзя себе представить как простую замену адаптивной модификации отдельной, ей параллельной мутацией» (Шмальгаузен, 1982, с. 169-170).

Сам И.И. Шмальгаузен никак не пояснил этих расхождений в представлении стабилизирующего отбора. Но здесь следует указать, что он различал *элементарные модификации* (морфозы) и *адаптивные модификации*, выработанные в результате длительного процесса эволюции. Указав на работы Р. Гольдшмидта с получением экспериментальным путём фенкопий, И.И. Шмальгаузен ввёл

¹⁰³ Рихард Барух-Бенедикт Гольдшмидт (Richard Baruch-Benedikt Goldschmidt; 1878—1958) — американский генетик и эволюционист немецкого происхождения.

термин *генокопия*. С этой точки зрения «Если мы признаём данное конкретное модификационное изменение как первичное, так как оно представляет первую реакцию организма на изменение внешней среды, то тем более мы можем говорить о “генокопиях” и их значении как материале для стабилизирующего отбора» (Шмальгаузен, 1982, с. 173). Соответственно, по его мнению, генокопии могут быть сходны только с морфозами, а замена адаптивных модификаций может быть осуществлена также в результате длительного подбора многих генокопий. Таким образом, «Если в новой среде произошла адаптивная модификация, то тем самым все мутации, идущие в том же направлении, получают адаптивное значение и становятся предметом стабилизирующего отбора» (Шмальгаузен, 1982, с. 173).

Также есть неясности в представлении И.И. Шмальгаузеном механизма действия стабилизирующего отбора. С одной стороны, в этом отношении он не видел никаких различий между стабилизирующим и обычным отбором. Так, согласно его идее, обычный естественный отбор в изменённых условиях создаёт новый фенотип, лучше приспособленный к этим условиям, т.е. в этом случае преимущество получает определённое отклонение от прежней нормы. А в случае стабилизирующего отбора преимущество получает норма по отношению ко всем отклонениям. Механизм в обоих случаях один и тот же — элиминация хуже приспособленных вариантов.

С другой стороны, ссылаясь на многочисленные работы генетиков, И.И. Шмальгаузен указывал, что в природе идёт постоянное мутирование, и хотя популяция сохраняет свой «дикий» фенотип, но в ней идёт непрерывное накопление мутаций, соответственно, идёт непрерывная перестройка генотипа. Таким образом, «Это и есть механизм “стабилизирующего” отбора, непрерывно “охраняющего” норму и восстанавливающего её при нарушениях, вызываемых отдельными, не слишком вредными, т.е. условно “нейтральными” (в гетерозиготном состоянии) мутациями» (Шмальгаузен, 1982, с. 174). Получается, что механизм стабилизирующего отбора заключается в перестройке генотипа с целью сохранения неизменности фенотипа, т.е. сам фенотип в этом процессе не изменяется.

По мнению И.И. Шмальгаузена, именно стабилизирующий отбор является фактором эволюции доминантности нормы и рецес-

сивности мутаций, т.е. в отличие от генетиков, он интерпретировал доминантность не как свойство гена, а как результат действия корреляционных систем в развитии, причём параллельно осуществляются три процесса: «В обычном процессе эволюции организмов, очевидно, идёт одновременно и образование адаптивных модификаций и обычный естественный отбор малых мутаций, усиливающих выражение адаптивной модификации, и стабилизирующий отбор мутаций, поднимающих устойчивость выражения данного фенотипа, делающих его менее зависимым от случайных колебаний факторов внешней среды» (Шмальгаузен, 1982, с. 175). По его представлению эти процессы приводят к тому, что внешние факторы развития заменяются внутренними. Иными словами, эта замена заключается в перестройке механизма индивидуального развития, связывающего организм в устойчивое гармоническое целое. Таким образом, здесь нет никакой речи о замене модификаций мутациями, о чём он прямо писал¹⁰⁴ (Шмальгаузен, 1941а, с. 327). Более того, он утверждал, что *«Механизм индивидуального развития обеспечивает у высших животных через сложную систему коррелирующей известную стойкость организации, а аппарат наследственности (с его мутациями), т.е. структура генома, гарантирует достаточную её пластичность в процессе эволюции. Этим я вовсе не хочу перевёртывать на голову все существующие представле-*

¹⁰⁴ Правда, несколько позже И.И. Шмальгаузен всё-таки признал, что в условиях колеблющихся факторов среды «происходит постепенное замещение (субституция) модифицированной нормы соответствующими мутациями, укладывающимися в пределах этой же нормы» (Шмальгаузен, 1945, с. 14).

Как писал М.М. Камшилов (1974), в начале своей работы над концепцией стабилизирующего отбора И.И. Шмальгаузен придерживался гипотезы Морган-Болдуина, выражая её как гипотезу замены фенкопий генокопиями. В своих личных беседах он указывал И.И. Шмальгаузену на порочность исходной гипотезы и на отсутствие необходимости в ней для объяснения действия стабилизирующего отбора. Согласно версии М.М. Камшилова И.И. Шмальгаузен в середине 40-х годов полностью отказался от гипотезы замены фенкопий генокопиями.

Действительно, цитируя работы Е.И. Лукина и В.С. Кирпичникова, И.И. Шмальгаузен соглашался, что описываемый ими механизм позволяет объяснить многие явления стабилизации форм. Однако, описывая свои взгляды, он, как правило, писал о замене внешних факторов развития внутренними, понимая под последними корреляционную систему. Также мутации он трактовал в духе Р. Гольдшмидта, а не в смысле Т. Морган. Поэтому мне представляется, что М.М. Камшилов сильно преувеличил различия в ранних и поздних представлениях И.И. Шмальгаузена о стабилизирующем отборе.

ния. Конечно, и система корреляций до известной степени пластична, и она перестраивается в процессе эволюции. С другой стороны, я не отрицаю и того, что наследственный аппарат относительно весьма устойчив» (Шмальгаузен, 1940а, с. 365).

Опыты по установлению действия стабилизирующего отбора проделал Г.Ф. Гаузе. Только он считал, что и Е.И. Лукин, и В.С. Кирпичников, и И.И. Шмальгаузен представляли приспособительный процесс одинаково: «В ответ на изменение условий существования у всех особей данной популяции происходит образование ненаследственных модификаций. Эти модификации можно рассматривать как своего рода незавершённые, “недоделанные” приспособления. Они обеспечивают выживание особей при колебании условий среды. Как только среда стабилизируется на определённом уровне, такие временные, ненаследственные приспособления могут быть “доделаны” естественным отбором врождённых изменений. Отбор, приводящий к замещению фенотипических более совершенными геноадаптациями при устойчивой внешней среде, был назван Шмальгаузеном (1939) стабилизирующим отбором» (Гаузе, 1941, с. 197).

Однако схема опытов, проведённых под руководством Г.Ф. Гаузе, была иной. Так, инфузории из одних *постоянных* условий существования были перенесены в другие *постоянные* условия, хотя согласно гипотетической схеме следовало бы их из одних *колеблющихся* условий перевести в другие *колеблющиеся*. В результате опытов был получен направленный морфоз (уменьшение величины тела). Таким образом, схема постановки опытов Г.Ф. Гаузе не соответствовала условиям, предполагаемым тем, в которых действует стабилизирующий отбор в представлении И.И. Шмальгаузена, т.е. эта схема для установления роли *направленного* отбора.

Также в смешанной популяции инфузорий было зафиксировано уменьшение длины тела, обусловленное «врождённой» основой, но оно сопровождалось увеличением узкотелости. Таким образом, «общность направления стабилизирующего отбора и морфоза ограничивается лишь самым общим соматическим сходством и лишена более глубокого соответствия» (Гаузе, 1941, с. 204). Привлечение материалов по географическим различиям и их опытной проверке привело к сходному выводу: «Совпадение в общих чертах и расхождение в деталях между морфозами и наследственными

географическими различиями объясняются тем, что наследственные географические различия возникают не путём унаследования морфозов, а путём естественного отбора похожих на них геновариаций» (Гаузе, 1941, с. 207).

Итак, из этих опытов следует сделать вывод, что морфозы и геновариации не являются копиями друг друга. Таким образом, идея параллелизма модификаций и мутаций является поверхностной и в деталях не соответствующей реальности¹⁰⁵, так что не происходит замещения модификаций мутациями. Его вывод в отношении стабилизирующего отбора следующий: «степень соответствия между морфозами и геноадаптациями оказывается не очень большой, и нам неизвестно пока ни одного случая, когда модификация “превращалась” бы в мутацию путём стабилизирующего отбора точно соответствующих ей генокопий» (Гаузе, 1941, с. 207).

Логическая неувязка в отношении стабилизирующего отбора у И.И. Шмальгаузена заключается в следующем. Так, «Стабилизирующим я называю отбор, ведущий к перестройке механизма наследственности и индивидуального развития без изменения установившейся в данных условиях организации. Таким образом, вопрос о селекционном преимуществе фенотипа в данном случае отпадает» (Шмальгаузен, 1941а, с. 308). О неизменности фенотипа при стабилизирующем отборе он повторял неоднократно (например, в: Шмальгаузен, 1941б, с. 341, 346). Интересно, как может идти отбор, если нет селекционного преимущества у некоторых фенотипов? Собственно, «Под естественным отбором мы будем понимать *избирательное сохранение известных особей в их потомстве*, т.е. переживание и оставление потомства особями, которые чем-либо отличаются от уничтоженных или не оставивших потомства. Таким образом, мы разумеем под отбором положительный результат борьбы за существование, а не отрицательный, — выживание, а не уничтожение» (Шмальгаузен 1940б, с. 175), т.е. необходимость наличия фенотипически различных особей в процессе отбора И.И.Шмальгаузенем вполне понималась.

¹⁰⁵ В соответствии с современным уровнем знаний следует предположить, что пути, ведущие к морфозам, и пути, ведущие к «геновариациям», различны. Организмы реагируют на новые условия разными способами (путями), и их не два, а намного больше. Проблема, следовательно, будет заключаться в том, какой из этих путей окажется более устойчивым, т.е. будет чаще воспроизводиться. Конечно, не следует исключать, что в разных условиях такие пути также будут разными.

Правда, также И.И. Шмальгаузен указывал, что «стабилизирующий отбор идёт на основе селекционного преимущества “нормального” фенотипа перед отрицательными от него отклонениями» (Шмальгаузен, 1941а, с. 315). Но в таком случае, если есть нормальный фенотип и есть отклонения от него, которые элиминируются, то причём здесь «перестройка механизма наследственности»? Отсюда можно сделать очень простой вывод. Если есть различные фенотипы, то речь следует вести об обычном естественном отборе. Если речь идёт о перестройке наследственного аппарата без изменения фенотипа, то отбора не может быть, поскольку нет селекционного преимущества фенотипов. Очевидно в последнем случае термином *стабилизирующий отбор* обозначено сокращение диапазона изменчивости, которое совершенно не связано с селективным процессом (Дубинин, 1966).

Так, по критическим соображениям Н.П. Дубинина, генетической основой стабилизирующего отбора являются наследственные индифферентные изменения (мутации), на которые не может действовать прямой отбор и которые заменяют адаптивные модификации. Благодаря накоплению таких индифферентных мутаций коренным образом преобразуется онтогенез, т.е. признаки, развивавшиеся на основе адаптивных модификаций, наследственно закрепляются. Применение понятия отбора в данном случае некорректно: «В данном случае термин “отбор” несколько затемняет определение сущности процесса, поскольку этот термин имеет в науке ясное дарвинистическое толкование, связанное с переживанием наиболее приспособленного. При осуществлении процессов стабилизирующего отбора, по И.И. Шмальгаузену, никакого переживания наиболее приспособленного не имеет места. Процессы стабилизации в пределах нормы реакции осуществляются путём автоматического накопления в популяциях индифферентных мутаций. Таким образом, в процессах стабилизации, по И.И. Шмальгаузену, никакого отбора нет, ибо эти процессы основаны на автоматическом накоплении индифферентных изменений» (Дубинин, 1966, с. 375). Это замечание, что процесс стабилизации не может быть обусловлен отбором, совершенно справедливо. Согласно Н.П. Дубинину, фактор, который описан И.И.Шмальгаузенем как стабилизирующий отбор, в генетическом контексте корректно должен обозначаться как *автоматическое накопление нейтральных мутаций*.

Таким образом, если описывать изменения индивидов с применением генетической терминологии, то в любом случае высказанные М.М. Камшиловым, Дж. Симпсоном и Н.П. Дубининым соображения сохраняют своё значение, т.е. изменения вполне объяснимы в контексте СТЭ. С другой стороны, поскольку на ДНК отсутствует информация о морфологических, физиологических и поведенческих признаках, то замена модификаций мутациями, генетическая ассимиляция, автономное развитие, определяемое наследственными факторами, — это представления, не имеющие прямого отношения к «действительным соотношениям».

Следует также сказать несколько слов о высказываниях И.И. Шмальгаузена о творческой роли естественного отбора. Так, он считал, что «не нужно представлять себе естественный отбор в виде особого творческого “принципа”. Естественный отбор является в каждый данный момент лишь отражением складывающихся соотношений между организмом и средой. Именно эти, в процессе эволюции непрерывно меняющиеся, соотношения, выражающиеся в различных формах борьбы за существование, определяют характер и направление естественного отбора и эволюции» (Шмальгаузен, 1940б, с. 23). Однако в той же книге И.И. Шмальгаузен посвятил небольшой раздел творческой роли естественного отбора. В числе прочего «В процессе естественного отбора происходит на известных этапах эволюции *поднятие организации на высшую ступень*, через внутреннюю дифференциацию строения (органов) и функций, с одновременной интеграцией, т.е. усложнением системы связывающих их зависимостей» и далее «Через установление определённой организации ограничивается, однако, возможность дальнейших изменений и *определяются пути эволюции* преимущественно в направлении дальнейшей специализации. Сама организация определяет вместе с тем и возможности возникновения известных мутаций и их специфику» (Шмальгаузен, 1940б, с. 77). Вполне очевидно, в последних цитатах явственны номогенетические нотки. Логически совместить эти высказывания об естественном отборе («отражение складывающихся отношений между организмом и средой в данный момент» и «определение пути эволюции») в контексте одной теории невозможно.

Согласно М.А. Шишкину (1987, с. 110) творческая роль отбора заключается в запоминании случайного выбора.

В традиционном понимании под творчеством понимается создание нового. Поскольку во всех рассмотренных трактовках отбора никак не обосновывается именно создание *нового*, то отбор не может являться творческим фактором.

Также следует поставить вопрос о необходимости понятия естественного отбора для концепции корреляционной или эпигенетической системы. Хотя значение понятия естественного отбора изменилось со временем (Поздняков, 2013), но в дарвинизме оно является центральным и соотносится с рядом других понятий. В данном случае — с мозаичной концепцией особи¹⁰⁶ (Данилевский, 1885; Поздняков, 2016). Так, в представлении Ч. Дарвина признаки изменяются независимо друг от друга. Собственно, естественный отбор и предполагался тем фактором, который из особей, признаки которых варьируют в разных направлениях, отбирал тех, вариации которых были гармонизированы, т.е. эти особи представляли собой некую квазицелостность. Эту роль естественного отбора вполне осознавал И.И. Шмальгаузен (1982, с. 18): «Ч. Дарвин прекрасно понимал значение проблемы целостности и многократно останавливался на “соотносительной изменчивости” и на корреляциях в развитии различных частей организма. Однако он привлекал их, главным образом, лишь для объяснения развития признаков, казавшихся бесполезными и потому необъяснимыми с точки зрения естественного отбора». Из этой цитаты понятно, что если в контексте дарвинизма явление объясняется действием отбора, то привлечение представления о корреляциях в этом случае излишне. К ним приходится прибегать в тех случаях, когда явление необъяснимо с помощью отбора. На несовместимость понятий отбора и корреляций указывал Н.Я. Данилевский (1885). Также, используя термино-

¹⁰⁶ Это соотношение двух понятий является необходимым. Вот как в этом контексте трактуется понятие стабилизирующего отбора: «Стабилизация отдельного признака имеет две стороны. Во-первых, развитие признака в результате повышения относительно роли внутренних факторов, по сравнению с внешними, становится независимым по отношению к колебаниям среды. Во-вторых, ослабевают взаимные влияния развивающихся частей друг на друга. В результате стабилизирующего отбора развитие становится мозаичным» (Берг, 1964, с. 25). Если И.И. Шмальгаузен считал, что стабилизирующий отбор повышает «целостность» особи, то Р.Л. Берг трактовала результат действия отбора противоположным образом, но вполне логично в контексте связи понятий: отбор — мозаичность особи. Поскольку результаты действия стабилизирующего отбора понимаются противоположно, то, надо думать, за этим понятием не стоит никакое реальное явление.

логию И. Лакатоса, можно сказать, что к корреляциям как дополнительной защитной гипотезе прибегают в тех случаях, когда необходимо защитить ядро основной концепции — естественный отбор, который в этих случаях неспособен объяснить явления.

Надо сказать, что И.И. Шмальгаузен очень хорошо понимал, что на основе концепции целостности организма вполне можно построить теорию эволюции без привлечения представления о селекционных факторах. Так, согласно И.И. Шмальгаузену, сохранение функциональной целостности организма возможно при согласованности изменений, так что «проблема коадаптации органов почти неразрешима с неодарвинистических позиций и, во всяком случае, наталкивается на исключительные трудности» (Шмальгаузен, 1982, с. 185). И далее, «В важных организационных признаках точная координация частей имеет гораздо большее значение, и здесь естественный отбор мутаций, проявляющихся на отдельных признаках, вряд ли может привести к положительным результатам в измеримые сроки» (Шмальгаузен, 1982, с. 186–187). В этом контексте «Для разрешения данной проблемы вполне будет достаточно, если мы просто будем считаться с несомненным и вполне очевидным фактом взаимного приспособления частей, обусловленного существованием функциональных между ними зависимостей» (Шмальгаузен, 1982, с. 188). Действительно, факт корреляции между органами очевиден, поэтому «Взаимное приспособление органов достигается не подбором независимых изменений отдельных органов, а путём непосредственного приспособления изменяемых органов в течение индивидуального развития организма. Изменения оказываются сразу же согласованными благодаря существованию коррелятивной зависимости между органами» (Шмальгаузен, 1982, с. 199).

Затронув проблему регулирования, т.е. действий, направленных на поддержание системы в требуемом состоянии, И.И. Шмальгаузен указал на три основных типа механизмов в технике, которые имеются и в онтогенезе: «1) развитие по программе, заданной наследственным материалом, т.е. внутренними факторами развития; 2) развитие соответственно положению во внешней среде, т.е. зависимость от внешней среды и 3) регуляция в собственном смысле, т.е. выправление уклонений и восстановление “нормальных” соотношений при их нарушениях. Последнее возможно лишь через по-

средство замкнутого цикла зависимостей, т.е. при наличии обратной связи между развивающейся частью и наследственной основой норм реагирования» (Шмальгаузен, 1968, с. 353). Таким образом, если имеется механизм, контролирующий работу цикла регуляции с обратной связью, то этот комплекс представляет собой самонастраивающееся устройство; соответственно, необходимость в каком-либо отборе в процессе регуляции отсутствует.

Итак, И.И. Шмальгаузен прекрасно понимал, что основания его представлений (концепция целостности организмов) несовместимы с концепцией мозаичности особи, принятой в дарвинизме и неodarвинизме. Соответственно, в теории корреляционной системы И.И. Шмальгаузена понятие естественного отбора явно излишне. Собственно, И.И. Шмальгаузену необходимо было разрабатывать новую теорию, отличную от дарвинизма, с использованием совершенно иного понятийного аппарата. Однако, он свои идеи упорно встраивал в мейнстримную дарвинистическую традицию, в которой без понятия естественного отбора было невозможно обойтись.

Имеются логические неувязки в отношениях между эпигенетической системой в понимании М.А. Шишкина и понятием естественного отбора. М.А. Шишкин полагал универсальность двухстадийной схемы преобразований, заключающейся в дестабилизации прежней нормы с последующей стабилизацией одной из аберраций. В контексте этой теории «так называемый движущий отбор не представляет собой самостоятельного феномена. Он выражает итог длинного ряда чередующихся фаз стабилизации и дестабилизации нормы. Эволюция предстаёт здесь как процесс непрерывной репарации онтогенетической устойчивости, нарушаемой последовательными изменениями условий среды» (Шишкин, 1984а, с. 133). Таким образом, предполагается существование только стабилизирующего отбора.

Основной проблемой в представлениях М.А. Шишкина является проблема фактора, способного изменить эпигенетическую систему. В контексте его теории внутренние (мутации) и внешние (воздействие среды) возмущения не изменяют саму эпигенетическую систему, так как они либо релаксируются системой, либо переводят развитие на другую онтогенетическую траекторию, определяемую пространством возможностей самой системы. Также

М.А. Шишкин считал, что развитие по аберрантной траектории нарушает устойчивость индивида. Следовательно, аберрантный фенотип будет воспроизводиться неустойчиво в ряду потомков данной особи.

Согласно М.А. Шишкину изменение эпигенетической системы (структуры системы развития) осуществляется естественным отбором. После перехода эпигенетической системы в неустойчивое состояние равновесие восстанавливается за счёт канализации аберрантной траектории, т.е. путём превращения её в креод с помощью стабилизирующего отбора. Соответственно, прежний креод превращается в аберрантную траекторию, а эпигенетический ландшафт (пространство возможностей системы развития) перестраивается в окрестностях нового креода, т.е. формируется новая эпигенетическая система.

Итак, по утверждению М.А. Шишкина возмущения не в состоянии изменить эпигенетическую систему, т.е. создать новую траекторию развития, пусть даже аберрантную, но отбор в состоянии создать новый креод и целую систему аберрантных траекторий. Но отбор, по сути, это просто воспроизводство индивидов с определённым эпигенетическим ландшафтом, и он не вносит никаких возмущений в этот ландшафт: «Каждый элементарный шаг отбора, охватывающий два поколения, означает преимущественное сохранение особей, сумевших воспроизвести фенотип своих ранее отобранных родителей, несмотря на комбинирование их гамет при скрещивании (у ксеногамных организмов) и различные другие генетические изменения в процессе самого гаметообразования (мейотическая рекомбинация и ошибки репликации). Поэтому история любого фенотипа, сохранённого длительным отбором, — это цепь последовательных испытаний его носителей на способность воспроизводить самих себя в условиях непрерывного изменения пространства вариаций их геномов» (Шишкин, 1987, с. 109). Получается, что отбор способен только сохранять, но не изменять. И тогда на вопрос: какой же фактор создаёт новые траектории и новую эпигенетическую систему? — в контексте представлений М.А. Шишкина нет ответа.

М.А. Шишкин считает, что аберрантный фенотип, наследуемость которого неустойчива, стабилизируется с помощью отбора: «данный фенотип не может быть и утрачен, если он входит в

спектр наиболее вероятных отклонений, свойственных данной системе, и постоянно воспроизводится ею вновь при различных нарушениях развития. Всё это заставляет полагать, что отбор по такому фенотипу будет постепенно повышать устойчивость его онтогенетической траектории, превращая её в креод» (Шишкин, 1984а, с. 128). В данном случае М.А. Шишкин полагает, что аберрантный фенотип, входящий в спектр наиболее вероятных отклонений и воспроизводящийся постоянно, хотя и неустойчиво, повышает устойчивость своей траектории посредством отбора.

Напомню, что согласно М.А. Шишкину запуск эволюционных изменений начинается с изменения условий обитания, т.е. с изменения внешних факторов. Однако, если внешний фактор, вызывающий нарушение развития, в том числе и обуславливающий появление конкретного аберрантного фенотипа, действует постоянно, то данный фенотип будет воспроизводиться вновь и вновь, а его устойчивость будет повышаться автоматически в силу постоянного воспроизводства. Тогда отбор — это ненужное усложнение в объяснении этого процесса. Эксперименты К. Уоддингтона к процессам в естественных условиях отношения не имеют, поэтому не следует на них ссылаться в качестве подкрепления необходимости отбора.

Итак, в теории корреляционной системы И.И. Шмальгаузена и теории эпигенетической системы М.А. Шишкина понятие естественного отбора явно излишне. Очевидно, что к этому понятию прибегают с целью встроить свои идеи в мейнстримную дарвинистическую традицию.

3.9.4. Понятие целесообразности

Согласно И.И. Шмальгаузену (1940б, с. 5), «Наследственность означает известную стойкость или постоянство повторения одних и тех же структур и реакций в ряду поколений. Это постоянство повторения зависит как от относительной стойкости самого организма и его половых клеток, так и от того, что нормально для развивающегося организма на каждой его стадии, в каждом поколении повторяются в общем те же самые внешние условия». Устойчивость воспроизводства структур достигается в результате исторического развития. С этой точки зрения «Первичные организмы

должны были отличаться неопределённостью форм, а в связи с этим и неопределённостью реакций. Лишь в процессе исторического развития организм получал всё более строгое оформление, а следовательно, вырабатывал и свою особую специфику реакций» (Шмальгаузен, 1940б, с. 6). Это некорректное утверждение. Так, амёба не имеет определённой формы, но реакции у неё вполне определённы и целесообразны. Почему же первичные организмы должны были проявлять неопределённые реакции?

В этих суждениях И.И. Шмальгаузена проявляется зависимость от определённой философской установки. Так, возражая против ламаркистского представления об изначальности целесообразности, биологи, следующие дарвинистической традиции, придерживаются той точки зрения, что целесообразность вырабатывается в процессе естественного отбора. Отсюда они делают крайне странный вывод, что на смену условий организм реагирует нецелесообразно. Приведу длинную цитату: «*Активная защита путём перестройки формообразовательных процессов* соответствует наличию несколько уклоняющихся от обычных условий внешней среды (температура, влажность, освещение, питание, состав водной среды, механические воздействия, физическая нагрузка организма, парциальное давление кислорода, характер почвы и мн. др.).

Такие формообразовательные реакции мы называем *модификациями*. В большинстве случаев они имеют регуляторный характер. Они защищают организм от вредных влияний. Иными словами, модификации обычно оказываются *приспособительными*. Однако всякое приспособление исторически развивалось в конкретных условиях и имеет соответственно лишь относительное значение. Наличие необычных условий, т.е. крайних отклонений в факторах среды (температуры, солёности воды и т.п.), или появление совершенно нового фактора (необычных химических веществ, рентгеновские лучи и т.п.) застаёт поэтому организм незащищённым и вызывает, конечно, изменения в формообразовательных процессах, однако эти изменения уже не имеют тогда приспособительного характера. Такие неадаптивные модификации мы будем называть *морфозами* (в литературе термин “морфозы” употребляется обычно в более широком понимании — наравне с модификациями). Если мы имеем перед собой частично “новый” организм, т.е. ясно выраженную мутацию, то у него возможны некоторые совершенно

новые реакции, которые тогда также лишены приспособительного значения, т.е. мутация может дать свои специфические морфозы в разнообразных условиях развития, на которые исходная “нормальная” форма не реагировала или реагировала адаптивной модификацией» (Шмальгаузен, 1941а, с. 317).

Речь в этой цитате идёт о том, что при смене или при колебании условий в определённых пределах организм реагирует адаптивной модификацией, которая сформировалась *исторически* и присутствует в спектре изменчивости в *латентном состоянии*. Если изменение условий выходит за означенные пределы, то организм реагирует неадаптивными морфозами (новообразованиями). Однако, если эти новые условия будут повторяться, то из какого-то *неадаптивного морфоза* сформируется *адаптивная модификация*.

Здесь следует зафиксировать терминологическую проблему: почему впервые появившееся изменение будет неадаптивным (морфоз), а то же самое в своём выражении изменение через какой-то исторический промежуток времени будет адаптивным (модификация)? Почему оно не будет адаптивным при первом своём появлении? В контексте представлений И.И. Шмальгаузена ответ простой: адаптивным является то, что устойчиво воспроизводится. Если морфоз воспроизводится неустойчиво, то он *по определению* неадаптивен. Когда его воспроизводство станет устойчивым, то он «становится адаптивным». Именно поэтому М.А. Шишкин целесообразность рассматривал в качестве синонима устойчивости. Исходя из отождествлений: устойчивость = адаптивность = целесообразность, делается вывод, что целесообразность не изначальна, а вырабатывается в процессе естественного отбора.

Таким образом, помимо новой трактовки адаптивности (как устойчивости) даётся и новая трактовка целесообразности как *устойчивой повторяемости реакций*. Если результаты какой-то реакции на воздействие разнообразные, то они трактуются как нецелесообразные. На этом основании можно сделать вывод, что представление о незначительности целесообразных реакций организмов покоится на неявной идее, что *результат целесообразного действия должен получаться сразу и в полном выражении*. Если же в природе организмы реагируют разнообразно на изменение условий, то это интерпретируется как проявление беспорядочных нецелесообразных флюктуаций.

Но, например, стрельба из ружья по мишени — это очевидное целесообразное человеческое действие. Но на начальном этапе получается разнообразие результатов, а получение желаемого (целесообразного) результата — попадание в десятку — достигается путём тренировок, и тренировка требуется также и для поддержания (воспроизводства) полученного результата. Таким образом, на примере различных человеческих целесообразных действий, которым приходится обучаться с детства, и нужный результат достигается после тренировок, можно понять, что на начальном этапе становления новых целесообразных реакций получается многообразие результатов. А достижение устойчиво воспроизводящегося результата происходит лишь после ряда повторений на протяжении жизни одного индивида или в случае морфогенетических реакций — на протяжении ряда поколений.

Учитывая всё сказанное, представление о первичной нецелесообразности морфогенетических реакций организмов следует признать некорректным. Организмы исходно реагируют целесообразно на изменение условий, но на начальном этапе результат будет разнообразным и необходимая целесообразная реакция приобретает своё выражение и устойчивость только после ряда поколений.

3.9.5. Процесс и структура в эпигенетической теории эволюции

Идея автономизации развития, по сути, понадобилась И.И. Шмальгаузену для того, чтобы объяснить устойчивость развития. Однако, если исходить из первичности процесса по отношению к структуре (Поздняков 2019б), то нет необходимости в постулировании каких-либо «механизмов», т.е. устройств, структур, обеспечивающих устойчивость, стабильность воспроизводства процесса. Однако многие исследователи почему-то считают, что такие «механизмы», в качестве которых указываются память, замена модификаций мутациями, генетическая ассимиляция, замена внешних факторов развития внутренними, крайне необходимы для устойчивости воспроизводства как организации, так и для её развития (см. обзор: Поздняков 2019а).

Представление о важности устойчивости воспроизводства организации дополняется представлением о важности необратимого характера этого воспроизводства: «вопрос о происхождении нор-

мальной (адаптивной) организации, составляющий главную проблему эволюционной теории, сводится к объяснению того, каким образом новые свойства организмов приобретают устойчивость, становясь необратимыми» (Шишкин, 1987, с. 107). И вот здесь позволительно выразить сомнение как по отношению важности стабилизации, понимаемой и как уменьшение спектра изменчивости, и как достижение устойчивости воспроизводства, так и по отношению важности необратимости изменений.

Так, существуют признаки (например, очертание жевательной поверхности некоторых щёчных зубов полёвковых) с широким спектром изменчивости, причём у них отсутствует эволюционная тенденция к уменьшению этого спектра. Существование таких признаков не интерпретируется как исключение: «Стабилизация форм не есть единственный путь эволюции. Она определяется главным образом жизнью в среде с преобладанием случайных колебаний интенсивностей её факторов. Наряду с этим возможна и лабилизация форм, определяемая существованием периодических или локальных изменений в факторах среды при отсутствии у организма иных средств защиты от этих влияний. Тогда преобладающее значение получают именно формообразовательные реакции (адаптивные модификации)» (Шмальгаузен, 1941б, с. 346). Это суждение вполне обоснованно. Ведь организмы в одной и той же местности испытывают влияние самых разных средовых факторов, как случайных, так и периодических. Причём в разное время года один и тот же фактор может проявлять себя различно. Получается, что адаптация организма должна выражаться в том, что по отношению к одним факторам среды должна происходить стабилизация, а по отношению к другим — лабилизация. Иными словами, как заметил И.И. Шмальгаузен, стабилизация не может иметь универсального характера. Таким образом, утверждение М.А. Шишкина о необходимости стабилизации требует обоснования, а не должно рассматриваться как исходный постулат.

Точно такого же обоснования требуют и другие моменты, касающиеся необходимости достижения устойчивости воспроизводства организации и её автономизации, т.е. независимом от факторов среды её развитии.

Различные модели стабилизирующих механизмов, предложенные Л. Морганом, Д. Болдуином, Е.И. Лукиным, В.С. Кирпичнико-

вым, К. Уоддингтоном, И.И. Шмальгаузенем, критикуются независимо от того в каких терминах эти модели описываются: делятся ли свойства на наследуемые и ненаследуемые или устойчиво и неустойчиво воспроизводящиеся. Суть в том, что многоклеточные организмы — это организмы с онтогенезом. Поэтому именно *развитие* должно рассматриваться как основа для объяснения. В этом контексте все свойства организма формируются в процессе развития, и потому они ненаследственны. На этом основании и делаются критические замечания. Например, «гипотеза совпадающего отбора, постулирующая “замену” ненаследственных изменений аналогичными наследственными, оказывается беспочвенной» (Камшилов, 1967, с. 111).

Дж. Симпсон¹⁰⁷ не исключал возможность эффекта Болдуина, но он считал, что речь идёт о двух параллельных процессах: 1) при взаимодействии с факторами среды появление поведенческих, физиологических или морфологических ненаследственных модификаций у отдельных особей, способствующих их выживанию; 2) появление наследственно (генетически) обусловленных признаков в популяции, сходных по выражению с модификациями. Эффект Болдуина заключается в предположении, что в популяции с течением времени особи с наследственно обусловленным признаком замещают особей с модификациями, т.е. полагается причинно-следственная связь между этими двумя процессами. Однако такой связи может и не быть, тогда изменение происходит согласно СТЭ и модификации несущественны. Сам Дж. Симпсон поддержал точку зрения И.И. Шмальгаузена, который переформулировал проблему в иных терминах, т.е. в терминах широты диапазона реакций (Simpson, 1953).

Таким образом, если описывать изменения индивидов с применением генетической терминологии (как это делается в ЭТЭ), то в любом случае высказанные М.М. Камшиловым и Дж. Симпсоном соображения сохраняют своё значение, т.е. изменения вполне объяснимы в контексте СТЭ. Также, поскольку на ДНК отсутствует информация о морфологических, физиологических и поведенческих признаках, то замена модификаций мутациями, генетическая ассимиляция, автономное развитие, определяемое наследственны-

¹⁰⁷ Джордж Гейлорд Симпсон (George Gaylord Simpson; 1902—1984) — американский палеонтолог и эволюционист.

ми факторами, — это гипотезы, не имеющие никакого отношения к «действительным соотношениям».

Вполне очевидно, что основной эпигенетической концепции должен быть процесс, причём (в строгой формулировке) не порождающий никаких структур. Однако в такой формулировке у нас нет логико-понятийных средств описания, поскольку любое понятие соотносится с чем-то неизменным хотя бы в каком-то отношении. Например, онтогенез описывается по каким-то структурам. И в данном случае теория корреляционной системы И.И. Шмальгаузена — это наиболее приемлемое средство описания онтогенеза как процесса (Поздняков, 2019в).

В онтологическом (в онтогенетическом — в философском смысле) отношении процесс может быть соотнесён с внешней структурой, придающей процессу некую форму. Можно предложить два варианта такой структуры: 1) внешняя среда; 2) эйдос, форма. Второй вариант требует детального анализа, соответственно, отдельной работы. Ну а в первом случае представления о стабилизации, автономизации, устойчивости в общем не имеют смысла, так как характер процесса будет определяться факторами среды.

В сопоставлении с теорией корреляционной системы И.И. Шмальгаузена теория эпигенетической системы М.А. Шишкина представляет собой большой шаг в сторону неodarвинизма. Его концепция совершенно не объясняет эволюцию онтогенеза. Если, согласно М.А. Шишкину, возмущение не выводит систему за пределы видовой программы, а отбор этого и подавно не может сделать, то какой фактор обуславливает новую видовую эпигенетическую систему? Также на основе концепции М.А. Шишкина невозможно предложить исследовательскую программу, так как генетическая терминология неизбежно выводит на исследование генома. Тогда как теория корреляционной системы вполне может быть положена в основу оригинальной исследовательской программы.

Глава 4

Теория корреляционной системы как основа эпигенетической теории эволюции

Значение и перспективы исследования *корреляционной системы* очень хорошо понимали ранее: «подобные исследования особенно интересны. Во-первых, они дают возможность реально перестраивать корреляционную систему и таким образом вмешиваться в самый процесс создания и перестройки корреляций. Во-вторых, они могут дать решающие данные в пользу того или иного представления о соподчинении частей развивающегося организма. Подобные исследования — новый путь, позволяющий устанавливать закономерности развития отдельных частей развивающегося организма» (Камшилов 1941, с. 110). К сожалению, в середине и во второй половине XX века такие исследования не получили активного развития.

Однако с конца XX века публикуются многочисленные исследования, особенно за рубежом, посвящённые модульности организации и морфологической интеграции, в основе которых лежит изучение корреляций. В нашей стране такие исследования ещё не приобрели массовый характер, хотя по сравнению с молекулярными исследованиями они требуют гораздо меньше средств. Получаемые на этой основе результаты разнообразны, и их можно использовать для познания не только организации особей и их функционирования, но и для изучения эволюции онтогенеза, а также организации и эволюции надорганизменных объектов (видов и надвидовых таксонов). Таким образом, исследование модульности и морфологической интеграции входит в предметную сферу ЭТЭ.

4.1. Основные понятия теории корреляционной системы

Основу любой теории составляет понятийный (терминологический) аппарат. Но в строгом логическом смысле дать определение базовым естественнонаучным понятиям очень сложно, поскольку

естественные явления, с которыми соотносятся такие понятия, находятся между собой в сложных взаимоотношениях и взаимозависимостях, а не в родо-видовом отношении, как это требуется логикой. Таким образом, описываемые ниже понятия, скорее, не определяются, а поясняются, т.е. указывается значение терминов и сфера их приложимости.

Объектом различных исследований (морфологических, анатомических, эмбриологических, таксономических, эволюционных), в первую очередь, является *особь, индивид*. Обусловлено это тем, что человек, обладающий определёнными органами чувств, в состоянии наиболее полно воспринимать объекты, сходные с ним по размерам и иным близким характеристикам. Предметом же исследования будут различные аспекты особи. Соответственно, в рамках определённого аспекта особь может быть представлена некой *моделью* или *концепцией*. Например, различают *предикативный* (атрибутивный) и *конструктивный* (архитектонический, организационный) способы описания (Шаталкин, 2012).

В случае предикативного способа особь описывают на основании *свойств* — особенностей, как-то выделенных и поименованных исследователем. Причём выделение этих свойств производят при сравнении чем-то различающихся особей, соответственно, внимание исследователя привлекают такие свойства, которыми взятые особи *различаются*. Выделенное таким образом свойство обозначают термином *признак*. В контексте этого способа описание представляет собой перечень признаков различной полноты и подробности.

В случае конструктивного способа дают описание строения особи в целом. Поскольку *целое* соотносится с частями, то конструктивное описание представляет собой описание *частей* (анатомических структур, меронов) и их соотношений между собой. Каждая из таких частей обладает одной или несколькими *функциями*, поэтому анатомическая структура, трактуемая как наделённая определённой функцией, называют *органом*. Собственно говоря, связи органов формируются именно в процессе их функционального взаимодействия. Таким образом, конструктивное описание как описание органов и их соотношений между собой будет называться *организационным* описанием, а строение особи в этом аспекте — её *организацией*. Тогда термином *организм* обозначают особь, рас-

смаатриваемую в организационном аспекте, т.е. особь представляет как система функционально взаимодействующих органов.

Итак, ядром теории корреляционной системы является *организационное* описание особи. Анатомические структуры (мероны), особенно построенные из твёрдых тканей (кость, дентин, хитин), могут быть описаны в отношении их формы и размеров. Также могут быть использованы и другие характеристики: масса, консистенция и т.д. Описание должно быть представлено в виде, пригодном для статистического анализа, т.е. все характеристики должны быть представляемы в математической форме. Таким образом, различные параметры, характеризующие анатомические структуры, могут быть получены либо путём прямого измерения, либо путём балльных оценок. Однако не все параметры могут быть представлены в количественном виде. Так, многие дискретные параметры представляют в символьном виде, но и в этом случае крайне желательна их количественная оценка.

Полученную таким способом совокупность параметров различных анатомических структур анализируют на наличие связи. В математическом смысле различают *функциональную* связь, когда одному значению аргумента соответствует одно определённое значение функции, и *корреляционную*, когда одному значению аргумента соответствует некое множество значений функции, связи. Поскольку организмы изменчивы в той или иной степени в своих частях, то функциональная связь между анатомическими структурами встречается очень редко — в случаях, когда изменчивость таких структур практически не выражена. В подавляющем большинстве случаев связь между анатомическими структурами является корреляционной.

4.2. Принцип корреляции органов

Идею корреляции частей впервые высказал Аристотель (1937, 1940), который трактовал принцип корреляции как следствие из принципа экономии, т.е. «природа не делает ничего лишнего».

Соотношения между органами, согласно Э. Жоффруа Сент-Илеру, регулируются *принципом уравнивания органов*, который является причиной разнообразия форм, причём этот принцип касается не только массы или размера органов, но и других их ха-

рактистик: «если вы видите у некоторых животных очень длинные ноги, мощное тело, обладающее какими-либо аксессуарами, или причудливо украшенную голову, одним словом, необычность формы, в чём бы она ни выражалась и какова бы ни была её природа, будьте уверены в том, что все эти преимущества приобретены за счёт ущерба, понесённого другими органами» (Жоффруа Сент-Илер, 1970, с. 347).

Аналогичная идея примерно в то же самое время была высказана также И.В. Гёте (1957, с. 158): «ни к одной части не может быть ничего прибавлено без того, чтобы у другой, напротив, не было что-либо отнято, и наоборот».

Представление о соотношении органов Ж. Кювье дополнил идеей их функционального взаимодействия и идеей целостности организма. Собственно, в отличие от морфологии, анатомия трактовалась им как исследование различий органов, обусловленных различием их функций (Cuvier, 1800, p. 35). В этом контексте все органы коррелируют друг с другом: «всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют, путём взаимного влияния, одной конечной цели. Ни одна из этих частей не может измениться без того, чтобы не изменились другие, и, следовательно, каждая из них, взятая отдельно, указывает и определяет все другие» (Кювье, 1937, с. 130).

Основываясь на аристотелевских представлениях о первичности функций, Ж. Кювье выстроил их иерархию с точки зрения их общности (Cuvier, 1800). Главные функции — возникновение путём размножения, рост посредством питания, уничтожение путём смерти — свойственны всем органическим телам. Другие функции свойственны лишь отдельным группам организмов. Например, животным свойственны функции *ощущения* и *движения*, которые выполняют органы чувств и опорно-двигательная система. Регуляцию их деятельности осуществляет нервная система. Эти животные функции определяют характер функций и строение органов следующего уровня иерархии. Так, для осуществления животных функций необходима функция пищеварения, представленная соответствующими органами: органами для разделения пищи, желудком для её накопления, соками для её расщепления. Растения, не имеющие животных функций, соответственно, нервной и опорно-

двигательной систем, не нуждаются и в пищеварительной системе. Также для осуществления животных функций нужна кровеносная система, переносящая питательный раствор ко всем органам. С кровеносной системой непосредственно связана и дыхательная, так как кровеносная система у многих животных переносит не только питательные вещества, но и кислород. Эти функции — пищеварения, кровообращения и дыхания, а также некоторые другие: выделения, потоотделения — составляют иерархический уровень витальных функций (Russel, 1916).

В соответствии с иерархией функций следует выстраивать и иерархию систем органов. По представлению Ж. Кювье, основными системами органов животных являются нервная, опорно-двигательная, пищеварительная, кровеносная и дыхательная. Если брать каждый орган в отдельности, то его изменчивость в пределах животного царства очень велика. Однако в природе наблюдаются не любые возможные комбинации органов, что объясняется необходимостью взаимодействия разных органов для достижения одной цели. Например, «если кишечник животного устроен так, что он может переваривать только мясо, притом мясо свежее, то и его челюсти должны быть построены так, чтобы проглатывать добычу, его когти, чтобы её схватывать и разрывать; его зубы — чтобы разрезать и разделять; вся система его органов движения, — чтобы замечать её издалека; нужно также, чтобы природа наделила его мозг необходимым инстинктом, чтобы уметь прятаться и строить ловушки своим жертвам» (Кювье, 1937, с. 130). Отсюда Ж. Кювье выводил представление о гармонии между органами как необходимым условии существования животного (Канаев, 1976, с. 71), причём гармония органов является результатом взаимозависимости функций и, в конечном счёте, функционального единства организма. Из представлений о функциональном единстве и гармоничном строении организма вытекает несколько принципов, имеющих, в том числе, и методологический характер.

Важнейшим из них является *принцип корреляций*. Так как функционирование какого-либо органа зависит от функционирования других органов, а функция определяет форму, то строение данного органа соотносится со строением других органов. На этом принципе с учётом знания о строении организма в целом основывается метод реконструкции организма по одной части, т.е. уста-

новление строения остальных его частей. Этот метод Ж. Кювье с успехом применял при описании ископаемых позвоночных, когда он по единичным костям реконструировал целые скелеты. Однако если бы гармоничность строения организма осуществлялась в стро-гом виде, то законы корреляции органов и соотношения функций имели бы всеобщий характер, сопоставляемый с математическими или физическими законами, т.е. во всех случаях имели бы дедук-тивный характер, и реконструкция организма по одной части все-гда была бы успешной. Однако, как отмечал Ж. Кювье, также име-ются зависимости, получаемые путём обобщения фактов, т.е. имеющие не всеобщий, а частный характер. Для установления та-ких эмпирических закономерностей, определяющих соотношение строения разных органов, необходимо использовать *сравнитель-ный метод*.

Несмотря на представление о гармонии строения и невозмож-ности изменения организации, Ж. Кювье отметил большое разно-образие строения органов. Один и тот же орган разных животных можно расположить в ряд, начиная от совершенного его строения и заканчивая таким его состоянием, при котором невозможно его функционирование. Такой ряд можно рассматривать как ряд дегра-дации органа, заканчивающийся рудиментарным состоянием. По мнению Ж. Кювье на подобных рядах основывается представление о «лестнице существ» (Канаев, 1976, с. 72). Однако при всём раз-нообразии строения сохраняется комбинация главных органов, создающая впечатление, что они расположены в определённом, одном и том же порядке. Значимость органа обусловлена степенью его изменчивости, а также характером влияния изменения органа на его функционирование. По степени значимости в организме Ж. Кювье разделил органы и системы органов на главные (необходи-мые, господствующие) и подчинённые, менее важные. По его пред-ставлению мозг и ствол нервной системы образуют своего рода центр животных функций, а сердце и другие органы кровообраще-ния — центр витальных (вегетативных) функций. Характер строе-ния этих систем составляет основу подразделений животного цар-ства.

Также следует заметить, что, несмотря на утверждение, что план строения является относительно устойчивым и, что между животными, организованными по разным планам, нет переходов,

Ж. Кювье не разделял представление Э. Жоффруа Сент-Илера, что план строения имеет постоянный состав и не способен к видоизменениям (Канаев, 1963, с. 187). Согласно Ж. Кювье сходство планов строения может быть объяснено как результат сходства функций (Appel, 1987, p. 203).

Представления И.И. Шмальгаузена о корреляционной системе достаточно подробно описаны в отдельной статье (Поздняков, 2019г) и в предыдущей главе. Следует сказать, что он интерпретировал корреляцию между органами в статическом отношении как их *существование* или *соотношение*, а в динамическом — как их *взаимодействие* (Шмальгаузен, 1982).

Как правило, корреляционную связь пытаются интерпретировать в причинном контексте. Считается, что в случае корреляции двух органов интерпретация причинной зависимости одного органа от другого чаще всего оказывается некорректной, так как корреляция между двумя органами означает не зависимость их друг от друга, а зависимость от какого-то третьего фактора. Если в эту схему включить большое количество органов, то соотношения между ними следует рассматривать не по типу линейной связи, а по типу сети.

Согласно Р. Сэттлеру, сетевые связи широко представлены в живых системах. Однако эти связи не могут рассматриваться в контексте традиционной трактовки причинности. И здесь возможны два варианта: либо понятие причинности следует рассматривать очень широко; тогда существуют разные типы причинности, соответственно, сетевая причинность не может быть сведена к традиционной (линейной) причинности, либо понятие причинности надо трактовать только в традиционном варианте, а в случае сетевых связей использовать термин сетевые взаимодействия (*network interactions*) или сетевое мышление (*network thinking*) (Sattler, 1986).

Сетевое мышление предполагает целостный подход к исследованию явлений. В этом контексте системы рассматриваются как составленные из структурно и функционально интегрированных элементов. Наблюдатель также является элементом сети, причём его мысли и эмоции могут оказывать воздействие на наблюдаемое. С этой точки зрения исследование частей в их изоляции от целого не позволяет достичь понимания. Поскольку элементы сети существуют и взаимодействуют одновременно, а не последовательно во

времени, как это предполагается в контексте линейной причинности, то биологические законы должны формулироваться в коррелятивной форме, т.е. *биологические законы — это законы сосуществования* (Sattler, 1986).

В этой сети взаимодействия могут быть разными: сильными или слабыми. В математическом смысле в конкретном случае говорят о силе (тесноте) корреляции, которую отражает *коэффициент корреляции*. Действительно, коэффициент корреляции отражает меру связи между двумя переменными. Тогда нулевой коэффициент корреляции свидетельствует об отсутствии связи между переменными, т.е. структуры, характеризуемые этими переменными, изолированы (в функциональном смысле) друг от друга.

Как замечает Р. Сэттлер, в этом контексте любой конкретный эффект в сети вызван всей сетью взаимодействий. Однако, поскольку сила связей между элементами этой сети разная, то фрагмент сети с наиболее сильными связями может оказаться определяющим в выражении данного конкретного эффекта. Более того, выражение некоторых элементов при изменении коэффициента корреляции может иметь не постепенный, а скачкообразный характер из-за порогового эффекта.

4.3. Фенотипическая интеграция и модульность организации

В этой области ведутся многочисленные работы, направленные на исследование морфологической, или фенотипической интеграции, а также модульности организации (Павлинов и др., 2008; Goswami, Polly, 2010a; Klingenberg, 2013; Armbruster et al., 2014). Как правило, под *интеграцией* понимается общая структура внутренней корреляции (intercorrelation), а под *модульностью* — разделение её на относительно независимые блоки признаков (Goswami, Polly, 2010b). Предполагается, что морфологическая интеграция является результатом генетических, эволюционных и функциональных отношений между признаками (Mugren et al., 2002).

Имеются две основные трактовки морфологической интеграции. По одной версии она воспринимается как отражение адаптации организмов к условиям обитания. По второй версии морфологическая интеграция интерпретируется как внутренний фактор, ограничивающий фенотипическую пластичность, соответственно,

Теория корреляционной системы как основа ЭТЭ 203

ограничивающий потенциальные эволюционные изменения. В таком контексте пластичность и интеграция интерпретируются как альтернативные механизмы, способствующие выживанию особей в изменённых (стрессующих) условиях. В этом случае интеграция ограничивает пластические функциональные реакции организмов на изменение условий среды (Gianoli, Palacio-López, 2009). Согласно компромиссной версии интеграция и пластичность (адаптация) дополняют друг друга (Pigliucci, 2003; Merilä, Björklund, 2004).

Во многих исследованиях указывается, что функциональные взаимодействия органов оказывают значительное влияние на структуру морфологической интеграции (Murren et al., 2002; Badyaev, Foresman, 2004; Young, Badyaev, 2006; Martín-Serra et al., 2014).

Также значительные усилия в области исследования морфологической интеграции направлены на обоснование молекулярно-генетических механизмов интеграции под действием дарвиновского отбора (Wagner, 1996; Eble, 2004; Ordano et al., 2008; Murren, 2012; Clune et al., 2013; Dall et al., 2015; Haber, Dworkin, 2017), что находится в логическом противоречии с собственно дарвиновскими представлениями (Поздняков 2019г). Например, некоторые исследователи указывают на отсутствие корреляции между фенотипической интеграцией и генетическими популяционными параметрами (Pérez-Barrales et al., 2014).

В качестве длительной эволюционной тенденции указывается на усиление модульности организации. Так, в результате исследования черепа млекопитающих выявлено, что структура сходства корреляционных матриц не связана с филогенией, а основной эволюционной тенденцией является увеличение количества модулей и их большая внутренняя интегрированность (Porto et al., 2009). Также постпалеозойские морские лилии отличаются от палеозойских большей гетерогенностью корреляционной матрицы, что свидетельствует об усилении модульной организации (Gerber, 2013). Усиление модульности черепа млекопитающих уменьшает его общую интегрированность и увеличивает эволюционную гибкость отдельных филогенетических линий (Marroig et al., 2009).

Модули могут рассматриваться в двух аспектах. Во-первых, в контексте организма (плана строения) они являются организационными единицами. В данном случае описание модулей делается по-

средством функционально-анатомического подхода. Во-вторых, в статистическом отношении (межиндивидуальная изменчивость) они выступают как коррелятивно связанные единицы изменчивости (Eble, 2005; Klingenberg, 2009). В целом эти два аспекта должны соответствовать одним и тем же анатомическим структурам или их частям.

На объединение признаков в модули влияют условия среды обитания (Paz-García et al., 2015) и функционирование (Guidarelli et al., 2014; Klenovšek, Jojić, 2016). Причём в качестве объяснительной схемы эти факторы чаще всего прилагают к растениям, тогда как модульность животных объясняется посредством функций и устойчивостью развития (Klingenberg et al., 2001; Esteve-Altava, 2017). Отмечают различие скорости эволюции разных модулей (Goswami et al., 2014).

4.4. Основные методические подходы

Основным результатом описания корреляционной системы должна быть модульная организация индивида. В техническом отношении это очень сложная задача, а из-за большого количества измерений — практически невыполнимая в случае масштабных исследований. Поэтому на практике приходится ограничиваться фрагментами корреляционной системы, важными в каком-то отношении (таксономическом, функциональном и т.д.).

На начальном этапе эта задача решается с помощью корреляционного анализа, который описан во многих руководствах по статистической обработке данных (Урбах, 1975; Шмидт, 1984; Зайцев, 1990; Ефимов, Ковалева, 2008). С помощью такого анализа оценивают коэффициенты корреляции между разными показателями. На основании этих оценок можно выделить модули.

Одним из способов выделения модулей является метод корреляционных плеяд П.В. Терентьева¹⁰⁸, предназначенный, в первую очередь, для таксономических целей — нахождения признаков, дифференцирующих таксоны разных рангов. Группа признаков, связанных сильной корреляционной связью, обозначается термином *плеяда*. Согласно П.В. Терентьеву (1959), между элементами одной плеяды коэффициент корреляции стремится к единице, а

¹⁰⁸ Терентьев Павел Викторович (1903—1970) — русский зоолог и статистик.

между элементами данной плеяды и элементами других плеяд — к нулю. Элемент плеяды, средний коэффициент корреляции которого с другими элементами данной плеяды является наибольшим, в таксономическом отношении называется *признаком-индикатором* (Смирнов, 1924). Для нашей цели этот метод следует рассматривать как способствующий установлению количества плеяд на основе изучения изменчивости индивидов в рамках выбранной группы определённого таксономического ранга или морфологического типа.

Метод П.В. Терентьева, в первую очередь, приложим к количественным признакам (метрическим и счётным). Сначала вычисляют матрицу попарных коэффициентов корреляции между всеми признаками. Затем, на основе этой матрицы строят график — *корреляционное кольцо*. На этом графике признаки размещают на окружности и соединяют линиями, причём линии (сплошные или пунктирные) могут быть разной толщины (или цвета) в зависимости от величины коэффициента корреляции. Группы признаков, объединяемые наибольшей величиной коэффициента корреляции, образуют плеяды. Количество признаков, входящих в данную плеяду, характеризует её *мощность*.

Дальнейшее описание корреляционной системы производят методом частной (парциальной) корреляции. Так, в самой мощной плеяде исключают признак-индикатор. Затем вычлениают плеяды низшего порядка, на которые распалась самая мощная плеяда. Таким способом можно выявить плеяды и более низких уровней (порядков)¹⁰⁹. Очевидно, количество иерархических уровней будет находиться в связи с количеством задействованных признаков.

Другой способ оценки значимости признаков в плеяде заключается в поочерёдном исключении признаков и в последующей оценке структуры плеяды. Данный способ наиболее эффективен для выявления признаков, наименее связанных с остальными, так как их исключение практически не влияет на структуру плеяды (Канеп 1968).

¹⁰⁹ Здесь намечается очень интересное направление исследований. Так, в этом контексте количество таксономических рангов можно сопоставить с количеством порядков (уровней) плеяд, причём иерархическую структуру плеяд можно исследовать на материале изменчивости особей как принадлежащих одному виду, так и принадлежащих многим видам.

Также П.В. Терентьевым (1960) предложен способ подвижного уровня, или способ «корреляционного цилиндра», который заключается в том, что в корреляционном кольце между признаками наносятся все связи, превышающие самое низкое значение коэффициента корреляции. Затем порог повышают на определённое деление, соответственно, в корреляционном кольце некоторые связи между признаками «выпадают». Таким образом, выстраивают «сечения цилиндра» до самого высокого значения коэффициента корреляции. Полученные графики анализируют и выбирают тот из них, на котором плеяды можно осмысленно интерпретировать. Среднее арифметическое значение внутриплеядных коэффициентов корреляции определяет *крепость* плеяды. Также этот параметр можно вычислить и другим способом — как отношение количества внутриплеядных связей к теоретически максимальному их количеству (Терентьев, 1960). Между мощностью и крепостью плеяды существует обратная зависимость (Терентьев, 1960).

Помимо кольца имеются и другие способы расположения признаков на плоскости. Например, признаки обозначают символами в кружках или квадратах, а связи между ними — линиями различного типа в зависимости от величины коэффициента корреляции. При таком подходе признаки можно расположить в любом порядке в зависимости от поставленной цели (Рыбцов и др., 1976). Чаще всего эта методика применяется в фаунистических и флористических исследованиях (Нешатаев, 1969). П.В. Терентьев (1960) наметил три *формы*, или *конструкции* плеяды: цепь, звезда и сеть.

Самая простая конструкция — это *цепь*; в ней признак имеет не более двух связей. Однако реальные плеяды вряд ли имеют такую конструкцию. В качестве усложнённого варианта такой конструкции можно рассматривать *дендрит*, который строится способом максимального корреляционного пути (Выханду, 1964). Этот способ наиболее ярко показывает различия корреляционных структур близких видов (Канеп, 1970). При задании определённого значения коэффициента корреляции в качестве порогового такой дендрит разбивается на плеяды, в том числе и линейной формы.

При перекресте цепей получается конструкция *звезда*, в которой значение имеет центральный признак. При формировании связей между признаками, входящими в отрезки цепей, получается конструкция *сеть*, в предельном развитии которой все признаки

оказываются одинаково важными, т.е. среди них невозможно выделить какой-либо признак, могущий претендовать на роль центрального.

По силе связей признаков в плеяде можно выделить *ядро*, образованное сильно коррелирующими признаками, и *периферию*, сформированную признаками, слабо связанными с признаками ядра. Признаки, составляющие периферию какой-либо плеяды, образуют слабые связи и с признаками других плеяд. При изменении условий сила связи признаков меняется, так что какие-то из признаков, составлявших периферию одной плеяды, могут приобрести более сильную связь с признаками другой плеяды, т.е. войти в периферию последней плеяды.

Во многих исследованиях высчитывают *индекс морфологической интеграции*, или *степень интегрированности* — как среднее арифметическое значение коэффициентов корреляции (Olson, Miller, 1958; Шмидт, 1963). Но некоторые авторы считают, что оценка степени интегрированности не имеет смысла (Pigliucci, 2003). При анализе корреляционной структуры способом подвижного уровня можно вычислить *коэффициент гомогенности* — отношение количества связей между признаками на данном уровне к общему количеству связей между признаками (Терентьев, 1960). Согласно П.В. Терентьеву, график изменения коэффициента гомогенности в зависимости от уровня может указывать на степень интегрированности. Учитывая наличие положительных и отрицательных корреляций, для оценки корреляционной системы предложены такие параметры, как *корреляционная плотность*, рассчитываемая как средняя арифметическая величина положительных коэффициентов, и *корреляционная расходимость* — как средняя арифметическая величина отрицательных коэффициентов (Кузьмин, 1988).

Для сравнения корреляционных матриц в целом применяют *коэффициент детерминации* — усреднённый квадрат коэффициента корреляции; его можно использовать и для отдельных признаков. Этот показатель отражает средний уровень связей отдельного признака или всей матрицы (Ростова, 1999). Предпочтительно сопоставлять корреляционные матрицы по двум параметрам: относительной изменчивости, выражаемой коэффициентом вариации, и согласованности, выражаемой коэффициентом детерминации (Ростова, 1999).

Следующий этап описания корреляционной системы осуществляется с помощью факторного анализа, представляющего собой методику, в основе которой лежит предположение, что измеряемые параметры являются косвенными характеристиками изучаемого явления, а их значения определяются латентным (скрытым) фактором, который нельзя непосредственно измерить. В случае живых объектов результаты факторного анализа следует считать окончательными в том случае, если выявленным факторам дана биологическая интерпретация, т.е. фактор (внутренний или внешний), который влияет на измеряемые параметры и обеспечивает их взаимозависимости, должен быть проинтерпретирован (осмыслен) в контексте биологически содержательной концепции. Следует также учитывать, что отсутствуют критерии, позволяющие верифицировать интерпретацию результатов факторного анализа, так что любая интерпретация является в той или иной мере субъективной (Митина, Михайловская, 2001).

Основой для расчёта является корреляционная матрица, которая может быть проанализирована двумя основными методами. В случае метода главных компонент используется такая корреляционная матрица, на диагонали которой стоят единицы. В результате анализа исходная система координат ортогонально преобразуется в новую систему координат. Первая главная компонента представляет линейную комбинацию исходных параметров, учитывающую максимум их суммарной дисперсии. Следующая главная компонента расположена ортогонально к первой главной компоненте и учитывает максимум оставшейся дисперсии. Выделение главных компонент идёт до тех пор, пока не будет учтена полностью вся дисперсия (Харман, 1972).

В случае метода главных факторов используется такая корреляционная матрица, на диагонали которой стоят значения общностей. Могут быть использованы следующие основные способы оценки общности: 1) способ наибольшей корреляции — абсолютное значение наибольшего коэффициента корреляции данного столбца матрицы; 2) способ квадрата коэффициента множественной корреляции; 3) способ усреднённого коэффициента корреляции данного столбца (Иберла, 1980).

Всё вышесказанное касается метрических (мерных) и меристических (счётных) признаков. Неметрические (дискретные, качест-

венные) признаки, как правило, характеризуются как присутствующие или отсутствующие. В случае, когда неметрический признак имеет несколько (иногда много) вариантов, можно вычислить их частоты. Билатеральные признаки в случае множества их состояний характеризуются симметрией и асимметрией их проявления. Таких признаков достаточно много, например, морфотипы жевательной поверхности щёчных зубов полевок, фолидоз головы пресмыкающихся, рисунок и жилкование крыльев насекомых. Такие признаки могут анализироваться с применением различных подходов, причём могут быть получены результаты, аналогичные тем, которые даёт корреляционный анализ метрических признаков. Также парные органы билатерально симметричных животных, а также стороны органов различных организмов, обладающих билатеральной (двусторонней) симметрией, могут рассматриваться в качестве модулей.

На основе анализа симметрии и асимметрии состояний билатерального признака может быть установлена структура его изменчивости, которую можно рассматривать в качестве аналога формы плеяды. Узлы такой структуры представляют особи с симметричным состоянием признака, а связи между узлами — особи с асимметричным состоянием признака (Поздняков, 2007б, 2011). На данном этапе разработки методики возможно визуальное сравнение структур изменчивости разных видов или при значительной выборке — структур изменчивости внутривидовых групп.

В случае если вариантам неметрического билатерального признака может быть дана количественная характеристика, например, в случае морфотипов жевательной поверхности щёчных зубов полевок оценивается их сложность, то могут быть вычислены различные параметры, характеризующие асимметрию (Поздняков, 2004). Посредством таких параметров может быть произведена оценка устойчивости развития данного органа.

Для билатеральных признаков может быть построена таблица сопряжённости, показывающая соотношение вариантов на левой и правой сторонах. На её основе вычисляют коэффициент Коэна, который можно интерпретировать как показатель наследуемости (Ковалева, 2017).

В случае неметрических признаков также может быть произведена оценка корреляции между различными параметрами, описы-

вающими изменчивость, и внешними факторами. Например, оценена корреляция между частотами морфотипов и температурой внешней среды (Поздняков, 2003), а также между сложностью морфотипов и показателями асимметрии и температурой среды (Поздняков, 2004).

4.5. Основные направления исследований корреляционных систем

Вполне очевидно, что исходной задачей является описание корреляционной системы, содержащее элементы, характеризующиеся различными показателями, и корреляционные связи между ними. Поскольку сила корреляции различна, причём коэффициент корреляции может изменяться от -1 до 1, то элементы корреляционной системы формируют группы. В этих группах элементы связаны между собой сильными связями, соответственно, сила корреляции с элементами других групп более низкая. Такие группы элементов следует интерпретировать как *модули*. Корреляционная система¹¹⁰ в целом может быть охарактеризована степенью интегрированности элементов (и модулей), которая может служить показателем интегрированности организации. На основе описанных корреляционных систем могут решаться следующие задачи.

Оценка соответствия модулей анатомическим структурам (органам) должна быть одним из основных направлений исследований. Соответственно, необходима оценка корреляционных связей между органами в рамках функциональной системы органов, а также выявление организации корреляционной системы, которая предположительно должна быть *иерархической*. Иерархичность корреляционной системы подразумевает, с одной стороны, объединение органов (модулей) в комплексы (системы модулей) таких структур, связанных между собой, и, с другой стороны, выделение в отдельном органе частей, организационно являющихся модулями.

Хотя количественную характеристику функций органов невозможно прямо включить в качестве составляющей корреляционной системы, поскольку методик количественной оценки функций не

¹¹⁰ Корреляционную систему следует интерпретировать как неполное (частное) выражение модульной организации, полученное статистическими методами.

существует, однако необходима разработка подходов хотя бы балльной оценки интенсивности функций.

Сравнение корреляционных систем разных видов или морфологических вариантов в рамках одного вида в случае выраженного полиморфизма (Венгеров, 2001; Herrera J., 2001; Стасюк и др., 2011) является одним из важных направлений исследований. Результаты сопоставления трактуют как отражающие преобразования корреляционной системы как в отношении силы внутри- и межплеядных (модульных) связей, так и самого состава плеяд.

Так, у близких видов выявлена различная структура корреляционной системы (Миклухо-Маклай, 1963; Шмидт, 1963; Канеп, 1965). Соответственно, предлагаются методики оценки дивергенции корреляционных плеяд и дивергенции корреляционных систем в целом (Шмидт, 1964, 1984; Колосова, 1973). Например, коэффициент дивергенции корреляций вычисляют как средний модуль значимых разниц между всеми соответствующими парами коэффициентов корреляции в сравниваемых матрицах (Шмидт, 1964). Надо заметить, что методики далеки от совершенства, в том числе и по чисто статистическим основаниям, так как существующие методики ориентированы на анализ случайных величин, а не величин, коррелирующих друг с другом.

При сравнении отдельных плеяд и признаков выявляется сложная картина. Так, наряду с усилением связей в одних плеядах происходит ослабление связей в других плеядах. Происходит изменение силы межплеядных связей, а также перегруппировка признаков по плеядам. Выявлено отсутствие связи между силой корреляции и её стабильностью (Ростова, 2002). Если анализировать признаки по отдельности, то они по характеру общей и согласованной изменчивости делятся на четыре группы.

Первая группа включает высокоизменчивые и сильно коррелирующие друг с другом признаки. К этой группе относятся, например, признаки, отражающие размеры как общие, так и частные. Указывается, что степень различий между корреляционными системами близких видов меньше степени различий между ними по внешним морфологическим признакам, что может свидетельствовать в пользу большего консерватизма корреляционных систем по сравнению с морфологическими признаками (Шмидт, 1964). Признаки, относящиеся к этой группе, интерпретируют как *эколого-*

биологические системные индикаторы; они отражают согласованную изменчивость в неоднородной среде (Ростова, 2002). При ухудшении условий такие признаки реагируют увеличением диапазона изменчивости и увеличением детерминированности. В данном случае сказывается влияние интенсивности роста. Так, быстро растущие растения раньше заканчивают развитие и достигают более крупных дефинитивных размеров (Ростова, 2002). Аналогично, интенсивно растущие животные характеризуются взаимосвязанностью и согласованностью изменчивости.

Вторая группа включает малоизменчивые признаки с высокой детерминированностью. К этой группе относится, например, количество метамеров побега. Такие признаки интерпретируют как *биологические индикаторы* — показатели, отражающие общее состояние системы (Ростова, 2002).

Третья группа включает признаки, мало изменчивые и слабо связанные с другими признаками. Такие признаки характеризуются высокой автономностью развития и их интерпретируют как *таксономические индикаторы* (Ростова, 2002). При ухудшении условий такие признаки реагируют усилением автономности развития.

Четвёртая группа включает признаки, высокоизменчивые и слабо согласованные с изменчивостью других признаков. Для признаков, относящихся к этой группе, характерен полиморфизм, и они сильно реагируют на внешние факторы. Такие признаки интерпретируют как *экологические индикаторы* (Ростова, 2002). При ухудшении условий они реагируют увеличением диапазона изменчивости, но их детерминированность может как увеличиться, так и уменьшиться. Однако если удастся определить соотношение между конкретным средовым фактором и компонентой изменчивости, то для последней фиксируется высокая согласованность (Ростова, 2002).

Изучение изменения корреляционных систем в онтогенезе представляет собой направление исследований (Северцова, Северцов, 2013; Tomašević et al., 2017), результаты которых могут быть проинтерпретированы с эволюционной точки зрения. В соответствии с современным уровнем знаний свойства организма представляют собой результат их формирования в онтогенезе, представляющем собой длинный путь от зиготы до взрослого состояния. Очевидно, что разнообразие строения взрослых форм связано с не-

равномерным ростом органов в процессе онтогенеза. Неравномерный рост частей тела, а также результат такого роста — различные пропорции у организмов разных размеров — называется *аллометрией*. Аллометрические зависимости изучают в различных аспектах, чаще всего в аспекте соотношения онтогенетических и филогенетических изменений (Huxley, 1932; Gould, 1966; Шмидт, 1969; Заика, 1985; Reiss, 1991; Gayon, 2000).

Следует также указать, что разным стадиям онтогенеза, например, у насекомых с полным превращением, свойственны *хронологические плеяды*, включающие различные комплексы признаков (Берг, 1964).

Сравнительный анализ параметров парных органов или сторон билатерально симметричных органов является важным аспектом в исследовании *нестабильности развития* (Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Graham et al., 2010). Количественные различия между билатеральными органами чаще всего описывают как флуктуирующую асимметрию¹¹¹, которая нередко интерпретируется как «шум», отражающий нестабильность развития. Иными словами, мейнстримная теория сводит возникновение асимметрии к влиянию стрессирующих средовых факторов (Вершинин и др., 2007; Гордеева, 2016; Ялковская и др., 2016). Однако не все случаи флуктуирующей асимметрии объясняются влиянием внешней среды (Kellner, Alford, 2003; Гилева и др., 2007). Более того, выявлено, что некоторые популяции при высокой стрессирующей нагрузке характеризуются меньшими показателями флуктуирующей асимметрии (Ерофеева, 2014; Рахмангулов и др., 2014; Козлов, 2017).

Объяснить всё это можно тем, что между билатеральными органами имеется корреляция, которая формируется в процессе развития (Klingenberg, Zaklan, 2000; Ялковская и др., 2014). А при сильных внешних воздействиях происходит усиление корреляционной связи между исследуемыми признаками, следствием чего

¹¹¹ Случаи, когда количественные различия между билатеральными органами статистически значимы, оценивают как проявление *направленной* асимметрии. Однако во многих случаях флуктуирующая асимметрия «становится» направленной всего лишь после увеличения размера выборки. Вполне очевидно, что к направленной асимметрии следует относить случаи, при которых парные органы сильно дифференцированы, например, клешни у крабов. Но различать *направленную* и *флуктуирующую* асимметрию недифференцированных парных органов с помощью статистических методов явно излишне.

является снижение уровня флуктуирующей асимметрии (Ростова, 2002).

Оценка влияния внешних факторов на корреляционные системы. Взаимосвязь между внешними и внутренними факторами имеет сложный характер, зависящий, в том числе, и от структуры корреляционной системы. Так, «Относительная автономизация в развитии отдельных органов, следовательно, зависит не от того, что они перестают реагировать на внешние факторы, а от возникновения внутренних связей в развитии частей» (Камшилов, 1974, с. 148).

Изменение условий, как правило, оказывает отрицательное влияние, причём «первоначальная реакция системы взаимосвязей на внешние воздействия состоит в более и менее пропорциональном изменении уровня большинства связей, т.е. при ухудшении условий — в повышении внутривидовых связей, усилении корреляций между признаками, входящими в “ядро” плеяды и “примыкающими” к нему. Более существенные изменения среды, выходящие за пределы адаптивной нормы реакции, приводят к перегруппировке признаков в корреляционных плеядах, смене признаков-индикаторов, т.е. к существенным изменениям структуры взаимосвязей» (Ростова, 2002, с. 277).

Разные признаки на первоначальном этапе изменения корреляционной системы реагируют следующим образом: адаптивно важные признаки (1-я и 2-я группы) усиливают связи, т.е. повышают устойчивость системы; относительно автономные признаки (3-я группа) повышают собственную устойчивость; признаки 4-й группы «выпадают» из системы (Ростова, 2002).

В рамках данного исследовательского направления следует указать на несколько проблем. Во-первых, на основании различных экологических связей можно предполагать наличие корреляций между органами разных индивидов, например, между цветками и их специфическими опылителями, средствами нападения хищника и средствами пассивной и активной защиты жертвы и т.п. Во-вторых, связь параметров различных органов с абиотическими факторами: температурой, влажностью, сезонными изменениями климатических параметров. К отдельной проблеме следует отнести оценку здоровья среды, которая рассчитывается на основе анализа асимметрии органов (Захаров и др., 2000).

Последняя проблема является очень непростой в решении, требующей корректного анализа. Так, асимметрия возникает по разным причинам. В качестве возможных факторов указываются развительные факторы (Гилева и др., 2007; Ковалёва и др., 2010; Ялковская и др., 2014), функциональная нагрузка, техногенный стресс (Захаров, 1987; Ялковская и др., 2016). Вполне очевидно, что, прежде чем устанавливать корреляцию асимметрии того или иного признака с техногенным стрессом как фактором, ухудшающим «здоровье среды», необходимо выяснить, действительно ли загрязняющие вещества оказывают влияние именно на этот орган.

Необходима разработка подходов, позволяющих оценить вклад в асимметрию какого-либо признака разных факторов. Только в таком случае возможна оценка влияния техногенного стресса на асимметрию признаков. Тем более, что при ухудшении условий увеличивается диапазон изменчивости и увеличивается сила корреляционных связей, причём при более детальных исследованиях выявляется параллелизм между силой действия фактора и изменениями корреляционных матриц. Напротив, в благоприятных условиях происходит ослабление взаимосвязей (Ростова, 2002). Таким образом, необходима разработка подходов, позволяющих оценить вклад в асимметрию какого-либо признака разных факторов. Только в таком случае возможна оценка влияния техногенного стресса на асимметрию признаков.

В некоторых случаях связь параметров органов с внешними факторами является более высокой по сравнению со связью с параметрами других органов. Так, была обнаружена высокая автономность трубчатых частей околоцветника, т.е. их размеры не имеют корреляционную связь с размерами растения в целом (Берг, 1956, 1958). Объясняют это явление тем, что растения с такими цветками опыляются специфическими опылителями, т.е. на первое место в данном случае выступают корреляции между размерами цветка и размерами параметров (длина хоботка) насекомых-опылителей. В подтверждение этого утверждения указывают, что параметры цветков растений, опыляемых неспецифическими опылителями, коррелируют с размерами растений в целом (Берг, 1959, 1964).

Проблеме внутренних связей параметров цветков, в частности их морфологической интеграции и их соотношению с опылителями

посвящены многочисленные исследования. Приводятся доводы как в пользу реальности таких соотношений, в частности длина шпорцев трубчатых частей околоцветника коррелирует с длиной хоботка специфических опылителей (Johnson, Steiner, 1997; Armbruster et al., 2004; Gómez et al., 2014, 2016; González et al., 2015), так и против них (Herrera С.М., 2001; Herrera et al., 2002; Sánchez-Lafuente, Parra, 2009). Анализируются и другие соотношения. Так, выявлено, что специализированные плодоядные животные (птицы и млекопитающие) по-разному модулируют фенотипическое пространство мясистых плодов деревьев (Valido et al., 2011).

В целом, взаимоотношения организмов и среды можно охарактеризовать как *экологические корреляции*, причём при изменении условий среды перестройка организма характеризуется следующим образом: «во-первых, переход от одной экологической системы в другую должен происходить не как постепенное изменение, а как скачкообразный процесс, более или менее длительный; во-вторых, что переход из одной системы в другую регулируется какими-то присущими закономерностями, и каждая данная система может перейти не в любую систему, а в закономерно определённую» (Васнецов, 1938, с. 576).

Экспериментальное исследование корреляционных систем. Чаще всего опыты проводят на насекомых, что обуславливается лёгкостью их содержания и коротким периодом смены поколений. Следует также указать на особенности морфологии имаго. Так, хитиновый внешний скелет и крылья с хитиновыми опорными жилками могут обеспечить функционирование органов движения и пищедобывания только после завершения развития. Соответственно, предполагается минимальное влияние функциональной нагрузки на развитие органов насекомых.

Опыты на синей мясной мухе показали, что в группах с обильным и недостаточным питанием личинок коэффициенты корреляции между длинами отрезков некоторых жилок крыла оказались разными (Смирнов, 1923), т.е. эти эксперименты показали, что корреляционная система лабильна.

Более подробные наблюдения и эксперименты, проделанные Р.Л. Берг на дрозофиле, привели её к следующему выводу: «Изучение соотносительной изменчивости размеров крыла и степени его костализации в процессе мутационной, модификационной и гео-

графической изменчивости у *D. melanogaster* показало, что согласованное изменение размеров крыла и положения жилок на нём наблюдается при модификационной изменчивости, намечается при географической изменчивости и полностью отсутствует при мутационной изменчивости. «Согласованные изменения, наблюдаемые при модификационной изменчивости, полностью обратимы» (Берг, 1960, с. 63).

Выведение сортов культурных растений и пород домашних животных представляет собой выведение и поддержание линий с определёнными свойствами. Искусственный отбор направлен на стабильность воспроизводства нужных свойств, следствием чего, вполне очевидно, является уменьшение диапазона изменчивости и снижение пластичности, т.е. способности давать разнообразные реакции в колеблющихся условиях. В данном случае характер условий содержания domestизируемых растений и животных сложно оценить однозначно. С одной стороны, условия содержания домашних животных являются более благоприятными по сравнению с естественными, что способствует выживанию самых разнообразных вариантов. С другой стороны, если поддерживается линия со строго заданными свойствами, соответственно, отбраковываются все отклоняющиеся варианты, то такие условия содержания можно интерпретировать как достаточно жёсткие. Ужесточение условий способствует повышению уровня интеграции и уменьшению пластичности корреляционной системы. Верно и обратное: если условия обитания становятся более благоприятными, то уровень интеграции уменьшается, и пластичность корреляционной системы возрастает. Таким образом, результаты экспериментов с домашними и domestизируемыми животными в отношении корреляционной системы будут зависеть от конкретных условий проведения опытов. Однако выявляются некоторые общие закономерности.

Так, опыты по domestикации различных зверей, начатые под руководством Д.К. Беляева, привели к интересным результатам. Искусственный подбор на дружелюбное поведение по отношению к человеку привёл к перестройке корреляционной системы. Например, у лисиц эта перестройка привела к появлению свойств, характерных для домашних животных: пегости окраски, повислости ушей, загнутости хвоста (Беляев, 1974, 1983). Проявление этих

свойств объясняется параллелизмом и гомологической изменчивостью (Беляев, Трут, 1989).

Однако опыты с отбором лисиц на агрессивность по отношению к человеку привели к аналогичным морфологическим изменениям, что и в случае отбора на дружелюбное поведение (Трут и др., 2017). Таким образом, следствием отбора на поведение, по сути, в противоположных направлениях является сходная перестройка некоторых элементов корреляционной системы. В таком случае эти опыты требуют детального исследования в контексте представлений о корреляционной системе, в частности, необходимо принимать во внимание характер признаков; очевидно, окраска и форма в онтогенезе будут осуществляться разными путями.

Также указывают, что искусственный отбор носит совершенно иной характер, чем естественный отбор. Так, при искусственном отборе отбираются не «средние» особи, а наиболее уклоняющиеся от них, результатом чего является дестабилизация онтогенеза, «размывание» плеяд, снижение общей интеграции организма (Егоров, 1979).

Здесь следует сказать несколько слов про нередко применяемую *объяснительную схему*. В ней предполагается наличие *запретов* и *ограничений*, следствием которых будет ограниченность изменчивости и параллелизм в её проявлении. Эта объяснительная схема основывается на концепции *мозаичности* особи, в контексте которой полагается, что структуры, тем или иным способом выделяемые в особи, а также признаки, описывающие выделенные структуры, независимы и могут варьировать в любых мыслимых направлениях. Когда же эмпирические данные показывают совсем иную картину, то для согласования концепции и наблюдаемых фактов вводится представление о наличии каких-то запретов варьирования в том или ином направлении или запретов на сочетание тех или иных признаков.

В контексте концепции целостности организма и теории корреляционной системы ограниченность изменчивости объясняется соотносительными связями между признаками. Эти связи определяют направление изменчивости признаков, соответственно, ограничивают их изменение в других направлениях. В таком случае не требуется вводить лишние сущности вроде запретов. Надо сказать, что появление сходных признаков у домашних и domesticируемых

животных объясняется ограниченностью формообразования (Трапезов, 2007) или закономерными, т.е. сходными изменениями онтогенетических регуляторных систем (Трут, 2007), т.е. как раз в контексте теории корреляционной системы.

Эксперименты с изменением внешних условий, результатом которых является увеличение диапазона изменчивости, а также формирование зависимости развития некоторых признаков от внешних факторов, в контексте теории корреляционной системы следует трактовать так, что при изменении внешних условий уменьшается сила корреляционной связи как внутри модулей, так и между ними. Вследствие уменьшения силы корреляции увеличивается диапазон изменчивости признаков, характеризующих данные модули. На фоне уменьшения силы внутренних корреляционных связей начинают проявляться корреляционные связи с внешними факторами, что воспринимается как формирование зависимости развития признаков от факторов среды. В дальнейшем, в новых условиях по мере повышения силы корреляционных связей внутри модулей и между ними понижается диапазон изменчивости, соответственно, перестаёт проявляться эффект корреляционной связи между некоторыми признаками и факторами среды, поскольку коэффициент корреляции между этими и другими признаками превышает коэффициент корреляции между ними и внешними факторами.

Устойчивость корреляционной системы и её отдельных модулей, в первую очередь, можно оценить по стабильности воспроизводства в череде поколений как отдельных свойств, так и организации в целом. С этой точки зрения некоторые авторы интерпретируют корреляцию как повторяемость, соответственно, коэффициент корреляции интерпретируется как коэффициент повторяемости (Шрейбер, 2007).

Здесь надо вспомнить Ф. Гальтона и К. Пирсона, которые прямо интерпретировали наследственность как корреляцию между степенью родства и степенью сходства (Поздняков 2019а). Также Р.Л. Берг (1964) интерпретировала соотношение между коэффициентами корреляции некоторых признаков как характеристику их наследуемости. Близки к этой идее представления М.А. Шишкина о наследственности как устойчивости развития. Идея корреляцион-

ной связи как показателя наследуемости может быть перспективным направлением исследований.

Однако корреляционная система лабильна. Например, выявлено, что в течение морфогенеза листа древесных растений динамика корреляционных параметров имеет колебательный характер (Кузьмин, 1988). Также у млекопитающих корреляционная структура признаков черепа меняется в течение постнатального онтогенеза (Прушинская и др., 1984). Поэтому необходимы специальные исследования для оценки возможности применения корреляционных параметров как показателей наследуемости.

Заключение

В контексте структуры мышления, которая называется *бионтология* (Поздняков, 2018а, б), концепция *организма* является одной из основополагающих концепций.

Многоклеточные организмы осуществляют цикл развития — *онтогенез*, хотя в настоящее время и одноклеточным организмам приписывают онтогенез. В онтогенезе зигота или какой-то другой элемент, посредством которого происходит размножение, преобразуется во взрослый организм с определёнными свойствами, способный к размножению. Большинство биологов и философов науки интерпретирует это преобразование (формирование, осуществление) как производную от наследственности. Предполагается, что структура, передаваемая по наследству, обладает всем необходимым для осуществления, т.е. осуществление происходит как бы автоматически в процессе реализации наследственной информации. Следовательно, по мнению таких исследователей, единственной проблемой является именно наследственность: на чём и в какой форме записывается информация о строении и других свойствах взрослого организма? Каковы механизмы считывания и реализации наследственной информации?

Однако проблема осуществления представляется намного более сложной. Если воспользоваться аналогией, то «Для построения технических объектов необходима тройкого рода информация, касающаяся, во-первых, плана строящегося объекта, во-вторых, строительных материалов, из которых объект должен быть сделан, и, в-третьих, путей и технологий, с помощью которых замысел на строительство объекта может быть воплощён в жизнь» (Шаталкин, 2009, с. 314–315). Отсюда соотношение между проблемами наследственности и осуществления следует трактовать противоположным образом: определяющим для наследственности является осуществление. Наследственность — это составная часть проблемы осуществления. Собственно говоря, осуществление разных свойств требует разных способов наследуемости. Так, информация о строении строительных белков, ферментов, пигментов закодирована в ДНК. Но невозможно представить, чтобы на ДНК была записана информация о размерах и форме морфологических структур, так как нет

222 Заключение

механизмов, позволяющих прочесть и реализовать такую информацию.

Очевидно, что мейнстримная корпускулярная концепция наследственности объясняет только передачу информации о стройматериалах, потребных организму. Эпигенетическая теория в её западном варианте описывает технологические цепочки по включению тех или иных материалов в формирующийся организм. Однако план и «механизмы» согласования строящегося объекта с планом невозможно представить в контексте указанных концепций.

Полевая концепция развития в некоторой степени претендует на роль теории, в которой явно или неявно предполагается существование именно такого плана. Однако теория биологического поля А.Г. Гурвича в его последней версии, разделяемой многими современными исследователями, строится по аналогии с физическими полями, поэтому в таком контексте не может быть представлен план строения и развития. Гораздо больше для этой цели подходит концепция гилеморфизма Аристотеля или концепция морфогенетического поля Р. Шелдрейка, в которых форма, содержащая видовую характеристику, трактуется как эйдос. Однако в рамках накопленных знаний неясен способ согласования эйдоса и развивающегося организма. Также эти идеи в любом виде не могут быть вписаны в контекст механистической науки.

В контексте российского варианта эпигенетической теории явно или неявно подразумевается, что в основе жизненных явлений находится процесс, а не структура. В таком контексте заключается возможность исключить представление о плане. Эпигенетическая теория как научно-исследовательская программа интересна хотя бы в отношении исследования возможностей и ограничений представлений, в основе которых лежит понятие процесса. Реализация этой исследовательской программы требует определённых условий.

Во-первых, необходима выработка собственного понятийного аппарата для описания действительности. Когда-то В. Иогансен понял, что с помощью понятийного аппарата А. Вейсмана невозможно адекватно описать исследуемую реальность. Тогда ему пришлось выработать новый терминологический аппарат, который в развитом виде применяется до сих пор в корпускулярной концепции наследственности. Вполне очевидно, что использование в эпигенетической теории современного генетического терминологи-

гического аппарата будет явно или неявно сводить всю объяснительную схему к корпускулярной концепции наследственности. Таким образом, для успеха реализуемой программы необходимо полностью исключить генетическую терминологию. Селекционная терминология может быть использована лишь для описания экспериментальных исследований.

В контексте эпигенетической теории организм должен интерпретироваться как *морфопроецесс* (Беклемишев, 1994). В познавательном отношении процесс не может быть описан, поскольку знание имеет структурный, а не динамический характер. Иными словами, описать можно состояние процесса в данный момент времени, т.е. структуру, которая сформирована процессом в описываемый момент времени. Эта структура получила название «мгновенный морфопроецесс» (Гранович и др., 2010), а морфопроецесс в целом может быть представлен как последовательность мгновенных морфопроецессов. Согласно идее И.И. Шмальгаузена, *корреляционная система* обеспечивает согласование отдельных морфогенезов в целостный процесс, чем достигается целостность онтогенеза. Таким образом, в познавательном отношении центральным понятием понятийного аппарата эпигенетики должна быть *корреляционная система*.

Во-вторых, необходимо подведение методологических и эпистемологических оснований под эпигенетическую концепцию. Поскольку явно или неявно познавательные процедуры основаны на структурных элементах, то необходимо обоснование перехода от фиксируемых тем или иным способом структур к порождающим их процессам.

В качестве примера можно привести реляционную концепцию в представлении А.И. Шаталкина, которая не распространяется на структурные уровни выше уровня клетки. Описание развития многоклеточного организма даётся им как результат деления клеток. Но тогда дифференциацию клеток невозможно объяснить без привлечения надклеточных факторов. В данном случае проявляется приверженность А.И. Шаталкина к редукционизму, выражающемуся в объяснениях посредством различных молекулярных механизмов. Вполне очевидно, что функционирование организма как целостного объекта требует холистического объяснения. Также А.И. Шаталкин большое значение придал кибернетическому под-

ходу, в частности модели «чёрного ящика», что также выводит за рамки целостного подхода (Поздняков, 2018в).

В-третьих, поскольку в основании эпигенетической теории лежит предположение, что наблюдаемые нами явления обусловлены процессом, в том числе и устойчивость собственного воспроизводства процессов, но эта устойчивость воспроизводства является относительной, т.е. наблюдается изменчивость, то необходима выработка подходов оценки изменчивости воспроизводства. Проблема в том, что, используя традиционный понятийный аппарат, можно сказать, что порогом для описания изменчивости являются границы вида, т.е. если изменчивость не выходит за рамки вида, то в статистическом смысле воспроизводство процесса описывается как устойчивое. В случае если изменчивость выходит за видовые границы, то как интерпретировать воспроизводство процесса? В традиционном контексте ситуацию можно описать так, что при обычном воспроизводстве изменчивость не выходит за рамки вида. Тогда должны существовать факторы, выводящие изменчивость за видовые пределы.

Собственно говоря, здесь можно увидеть тривиальную проблему видообразования, которая решается уже на протяжении более двух сотен лет. Как правило, проблема видообразования интерпретируется как выработка новой структуры на базе старой. Однако эпигенетическая теория должна основываться на понятии процесса, и речь в данном случае может идти о соотношении только процессов.

В строгом смысле решение этой проблемы в контексте эпигенетики должно быть дано без привлечения представлений о структурах, но тогда такое решение явно будет нетривиальным, для достижения которого существующие представления должны быть радикально переработаны. Следует также отметить, что М.А. Шишкин иногда ссылается на теорию биологического поля А.Г. Гурвича как одно из оснований эпигенетической теории. В таком случае эпигенетическая теория принимает явный преформистский характер.

Таким образом, разработка эпигенетической теории представляет собой крайне интересное в теоретическом отношении направление исследований, которое затрагивает различные области науки о живом: организацию, наследственность, онтогенез, видообразование, адаптацию.

Терминологический словарь

Адаптация — «совокупность морфофизиол[огических], поведенческих, популяционных и др[угих] особенностей данного биол[огического] вида, обеспечивающая возможность специфич[еского] образа жизни в определ[ённых] условиях внеш[ней] среды» (Гиляров (гл. ред.), 1986, с. 10). В данном определении акцент делается на *особенностях* организмов. В других описаниях этого понятия (например, в Википедии) указывается, что оно имеет сложный характер, причём описание этого понятия в определённой мере тавтологично (выражается через *приспособление*), а также акцент делается на *процессе*, т.е. адаптация, в первую очередь, интерпретируется как процесс приведения особенностей организма в соответствие условиям внешней среды. Следовало бы для второго значения этого слова использовать термин *адаптогенез*, который достаточно хорошо известен.

Это слово в русском языке интерпретируется как заимствованное из латинского языка в начале XX века; в письменной форме впервые зафиксировано в 1911 году (Шанский, 1963, с. 45).

Латинское *adaptatio* ‘приспособление, адаптация’ является суффиксальным производным от *adaptare* ‘приспособлять’, которое образовано с помощью префикса *ad-* с главными значениями направленности, начинательности, дополнительности, присоединения, близости от *aptāre* ‘прилаживать’, а оно, в свою очередь, является производным от *aptus* ‘1) прилаженный, пригнанный, прикреплённый; 2) связанный, зависящий; 3) упорядоченный; 4) подходящий, пригодный, целесообразный, способный, соразмерный, удобный; 5) снабжённый, отделанный, украшенный’ (Шанский, 1963, с. 45; Дворецкий, 1976, с. 86–87). Таким образом, этот термин фокусирует внимание на прилаженности, пригнанности, связанности, соразмерности чего-то с чем-то. Русским эквивалентом будет *приспособление*.

В этой форме как научный термин применяется во многих языках: ит. *adattamento*, франц. *adaptation*, нем. *Adaptation*, англ. *adaptation*.

Поскольку в настоящее время термины *адаптация* и *приспособленность* имеют разные значения, то сложно указать на их са-

мобытные соответствия в других языках. Пожалуй, термину *адаптация* можно поставить следующие соответствия: греч. *προσαρμογή* (от *προσαρμόζω* ‘1) прилаживать, подгонять; 2) приспособливать’), франц. *accommodation*, англ. *acomodation*, нем. *Anpassung*.

Адаптивность — способность к адаптации. Соответствующие термины в других языках: франц. *adaptabilité, adaptativité*; нем. *Adaptibilität, Adaptationsfähigkeit, Anpassungsfähigkeit, Anpassungseigenschaft*; англ. *adaptedness, adaptability*; греч. *προσαρμοστικότητα*; рус. *приспособленность*.

Индивид — «самостоятельно существующий организм, особь» (Евгеньева (ред.), 1985, с. 665). Представляет собой переоформление на русской почве франц. *individu* ‘индивидуум’; в письменной форме впервые зафиксировано в 1817 году (Шанский (ред.), 1980, с. 69). Слово *индивидуум* считается заимствованным из нем. *Individuum*; в письменной форме впервые зафиксировано в 1828 году (Шанский (ред.), 1980, с. 71).

Первоисточником является лат. *individuum* ‘атом’, соотносимое с *individuus* ‘1) неразделённый, нераздвоенный, нерасщеплённый; 2) нераздельный, неразрывный; 3) равномерный, ровный’ (Дворецкий, 1976, с. 515). Слово образовано путём присоединения приставки *in-* ‘не’ к глаголу *dīvidō* ‘разделять, делить’ и последующего оформления. Латинское слово представляет собой кальку с др.-греч. *ἄτομος* ‘атом’ (Walde, Hofmann, 1938, S. 359), которое также образовано по этой схеме *ἄ-τομος* ‘неразрезанный, неделимый’ (Chantraine, 1968, p. 1103). В современном греческом языке слово *ἄτομος* означает ‘1) неделимый; 2) не разрезанный на части, целый’, а *ἄτομον* ‘1) личность, индивидуум; человек, лицо; 2) биол. особь; 3) атом’ (Хориков, Малев, 1980, с. 156).

Таким образом, термин *индивид* фокусирует внимание на неделимости объекта, и его следует противопоставить понятию, обозначающему делимые, составные объекты. Русским эквивалентом является *неделимый*. Этот термин достаточно широко применялся в русской биологической литературе второй половины XIX века в качестве обозначения *особи*.

В биологической литературе в качестве производного от *индивид* употребляется *индивидуальность*, хотя с семантической точки зрения следовало бы использовать *индивидность*. Так, термином *индивидуальность* обозначается «совокупность характерных, свое-

образных черт, отличающих какого-л[ибо] человека от другого» (Евгеньева (ред.), 1985, с. 665). Вполне очевидно, что биологи этим словом обозначают совокупность свойств, позволяющих рассматривать какой-либо объект как относительно автономный, способный к самостоятельному существованию. Таким образом, во избежание семантической ошибки необходимость применения термина *индивидуность* вполне очевидна.

Некоторые английские авторы предлагают различать два термина: *particularity*, происходящему от *particular* «особый, отдельный, индивидуальный» и обозначающему объект, имеющий пространственно-временную локализацию и материальное воплощение, и *individuality*, обозначающему уникальность объектов (Ruiz-Mirazo et al., 2000). В русском языке этим английским терминам можно сопоставить пару: *индивидуность* и *индивидуальность* (Поздняков, 1994). В этимологическом отношении придаваемое *individuality* значение «уникальность» не является корректным, так как английское *individual* происходит в конечном счёте от латинского *indivīduus* «неделимый». С этой точки зрения *particularity* и *individuality* следует рассматривать как синонимы, обозначающие отдельные, единичные объекты, а для обозначения уникальности в английском языке есть термины *uniqueness* и *singularity*.

Биологи часто пишут о степени или уровне индивидуальности (точнее, следовало бы писать об индивидуности), однако количественная оценка индивидуности невозможна, поскольку объект может быть либо делим, т.е. его компоненты могут самостоятельно существовать, либо неделим, т.е. его части не могут быть способны к самостоятельному существованию. Никаких степеней делимости или неделимости в данном случае невозможно предположить.

Интеграция — «объединение в целое каких-л[ибо] частей» (Евгеньева (ред.), 1985, с. 671).

Займствовано из французского языка; в письменной форме впервые зафиксировано в 1781 году (Шанский (ред.), 1980, с. 92).

Слово, в конечном счёте, восходит к лат. *integratio* ‘восстановление, возобновление’, являющееся суффиксальным производным от *integrāre* ‘1) приводить в прежнее состояние, вправлять, восполнять; 2) возобновлять, снова начинать; 3) освежать, восстанавливать’ (Дворецкий, 1976, с. 439–440). В этимологическом отношении интерпретируется как производное от *in-* ‘не’ и *tangō* (Walde,

Hofmann, 1938, S. 708). Последний глагол имеет очень много значений, из которых следует отметить '1) трогать, (при)касаться; 3) соприкасаться, достигать, граничить; 8) вступать, прибывать; 9) затрагивать, упоминать, касаться' (Дворецкий, 1976, с. 997). В семантическом отношении тогда *in-* следует трактовать не как негативный префикс, а как префикс со значениями 'в-, на-, воз-, при-' (Дворецкий, 1976, с. 502). Тогда семантику этого слова можно передать как «восстановление прежнего (целостного) состояния, которое было каким-то образом утрачено».

В этой форме как научный термин применяется во многих языках: франц. *intégration*, нем. *Integration*, англ. *integration*. В греческом языке этому слову соответствует *ὁλοκλήρωση* '1) завершение, доведение чего-либо до конца; 2) интеграция' (Хориков, Малев, 1980, с. 578). Этимология греческого слова неясна (Beekes, 2010, p. 715).

Корреляция — «взаимная связь, соотношение предметов, понятий или явлений» (Евгеньева (ред.), 1986, с. 108).

Займствовано из франц. или нем. языка; в письменной форме впервые зафиксировано в 1894 году (Шанский (ред.), 1982, с. 333).

В конечном счёте восходит к лат. *correlātio* 'соотношение', являющееся префиксальным производным от *relātio* 'отношение' (Дворецкий, 1976).

В этой форме как научный термин применяется во многих языках: франц. *corrélation*, нем. *Korrelation*, англ. *correlation*.

Калькой латинского слова (или наоборот, латинское слово является калькой греческого) является греч. *συσχέτιση* 'соотнесение, сопоставление; корреляция' (Хориков, Малеев, 1980, с. 735).

Русским эквивалентом является *соотношение*, которое можно интерпретировать и как кальку лат. *correlātio*. Собственно, латинское слово разлагается как *cor-re-lātio*, в котором основу *lātio* следует соотносить с *lātūra* 'ношение, носка', а также, возможно, с *latus* 'сторона' (Дворецкий, 1976, с. 581), префикс *re-* выражает 1) обратное действие, 2) повторность, 3) противодействие, 4) противоположное действие (Дворецкий, 1976, с. 853), префикс *co-* выражает совместность (Дворецкий, 1976). В рус. *со-от-ношение* основа есть производное от глагола *нести*, который помимо перемещения чего-то из одного места в другое означает также способность иметь какие-то свойства, префикс *от-* выражает 1) отдаление, отстране-

ние, 2) ответное действие, 3) завершение и прекращение действия (Евгеньева (ред.), 1986, с. 661–662), префикс *со-* в данном случае выражает совместность.

Эквивалентом рус. *соотношение* является нем. *Verhältnis* ‘соотношение, пропорция, масштаб’ (Лепинг, Страхова (ред.), 1976, с. 866), в котором основная часть есть субстантивированное производное от глагола *halten* с основным значением ‘держатъ’, а в переходной форме основным значением будет ‘быть носким (прочным)’ (Лепинг, Страхова (ред.), 1976, с. 400), а префикс *ver-* выражает 1) постепенное прекращение действия или состояния, 2) изменение местоположения или состояния предмета (Лепинг, Страхова (ред.), 1976, с. 857).

Мерон — часть организма или другого объекта: «Расчленяя организмы (или иные объекты) по морфологическим, физиологическим или экологическим признакам и классифицируя полученные компоненты, мы получаем *мероны* (классы частей). Мероны могут быть морфологическими (голень, пестик), физиологическими (гормональная система, пищеварительная функция) и экологическими (сигналы брачному партнёру, симбиотические отношения). Частными случаями меронов будут понятия: орган, ткань, клетка, физиологическая функция, экосистемное отношение и т.п.» (Мейен, 1978, с. 496).

Хотя С.В. Мейен ничего не писал о происхождении предложенного им термина, но, очевидно, основой было греч. *μέρος* ‘часть (целого)’ (Хориков, Малев, 1980, с. 508).

Механизм — «1. Совокупность подвижно соединённых частей, совершающих под действием приложенных сил заданные движения, устройство машины, прибора, аппарата и т.п. 2. *перен.* Внутреннее устройство, система чего-л[ибо]. 3. Совокупность состояний и процессов, из которых складывается какое-л[ибо] физическое, химическое, физиологическое и т.п. явление» (Евгеньева (ред.), 1986, с. 262). Заимствовано из французского языка; в письменной форме впервые зафиксировано в 1754 году (Журавлёв, Шанский (ред.), 2007, с. 183).

В конечном счёте восходит к др.-греч. *μηχανή* ‘1) вымысел, хитрость, кознь; 2) орудие, сооружение, машина; 3) вообще средство’ (Вейсман, 1899, кол. 815–816). Дорийское *μαχανά* заимствовано в лат. *māchina* ‘1) механизм, устройство, строение; 2) орудие, ма-

шина; 3) приём, уловка, хитрость; 4) подмостки, помост; 5) осадное орудие' (Дворецкий, 1976, с. 608). В отношении происхождения греческого слова нет согласия. По одной версии оно считается изолированным. По другой версии это слово сближается с праславянским глаголом **mogŕi* 'мочь' (Трубачёв (ред.), 1992, с. 110); производным этой основы является также рус. *моуць* 'власть, сила'.

В этой форме применяется в разных языках: греч. *μηχανισμός*, ит. *meccanismo*, франц. *mécanisme*, нем. *Mechanismus*, англ. *mechanism*.

Для первого и второго значений слова *механизм* русским эквивалентом будет *устройство*. Ему соответствуют греч. *ἐγκατάστασις* '1) устройство; водворение; размещение; 2) установление; установка (*действие*); 3) установка (*устройство*); оборудование; 4) назначение (*на должность и т. п.*)' (Хориков, Малев, 1980, с. 278), *σύστημα* '1) система; 2) система, обычай, привычка' (Хориков, Малев, 1980, с. 734), *διαρρύθμιση* '1) устройство, урегулирование, упорядочение; 2) приведение в порядок, благоустройство (*квартиры*); оформление (*помещения*)' (Хориков, Малев, 1980, с. 254), франц. *aménagement* '1) устройство, оборудование, планировка; 2) приспособление' (Ганшина, 1977, с. 42), *dispositif* '1) приспособление, устройство, прибор, механизм; 2) устройство, расположение, порядок' (Ганшина, 1977, с. 270); нем. *Gefüge*¹¹² 'строение, структура, устройство' (Лепинг, Страхова (ред.), 1976, с. 341), *Gerät*¹¹³ '1) прибор, инструмент, аппарат; 2) утварь, посуда' (Лепинг, Страхова (ред.), 1976, с. 355), *Vorrichtung* 'приспособление, устройство, прибор, аппарат, механизм' (Лепинг, Страхова (ред.), 1976, с. 895), англ. *appliance* 'приспособление, устройство' (Гальперин (ред.), 1972, с. 92), *conformation* 'устройство, структура, форма' (Гальперин (ред.), 1972, с. 295), *device* 'устройство, приспособление, механизм, аппарат, прибор' (Гальперин (ред.), 1972, с. 371).

Слово *механизм* в третьем значении широко употребляется в биологии. Многие исследователи пытаются раскрыть «механизм эволюции» или «механизм видообразования». Вполне очевидно, что такое описание возможно в контексте картезианской философии. Русский эквивалент *механизму* в этом значении отсутствует.

Механицизм — структура мышления, характерными чертами которой являются *редукционизм* — сведение сложного к простым

¹¹² От *fügen* '1) связывать, соединять, пригонять; 2) устраивать'.

¹¹³ От *raten* 'советовать'.

элементам, а также *детерминизм*, согласно которому все явления причинно обусловлены, а потому принципиально вычислимы.

Наследственность — «свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями» (Гиляров (гл. ред.), 1986, с. 395).

Этим термином обозначают широкий круг явлений. Согласно А.И. Шаталкину (2009), необходимо различать *наследование* (heredity, Vererbung, Erbllichkeit) и *наследственность* (inheritance, Vererbung). Если в первом случае акцент делается на передаче свойств, т.е. на процессе, то во втором случае на специальных элементах, ответственных за проявление сходных свойств у потомства.

В науку о живом термин *наследственность* пришёл из бытовой и юридической сферы, поэтому очень интересны смысловые оттенки слов с этим значением в разных языках.

Греческому *κληρονομικότητα* '1) биол. наследственность; 2) наследование' родственны такие слова: *κληρονομία* 'наследство, наследие', *κληρονόμος* 'наследник', *κλήρος* '1) жребий; 2) земельный надел; 3) доля наследства; 4) судьба; 5) духовенство' (Хориков, Малев, 1980, с. 442). Таким образом, этимологически и семантически в греч. *κληρονομικότητα* просвечивает идея, что наследственность — это жребий, устанавливающий судьбу наследника.

К латинской основе *hērēditās* '1) наследство, наследие; 2) наследование' (Дворецкий, 1976, с. 473) восходят ит. *ereditarietà* '1) возможность наследования; передача по наследству; 2) биол. наследственность' (Зорько и др., 2002, с. 309), франц. *hérédité* '1) наследование, право на наследство; 2) уст. наследство; 3) наследственность' (Ганшина, 1977, с. 427), и англ. *heredity* '1) биол. наследственность; 2) юр. унаследованные черты, особенности' (Гальперин (ред.), 1972, с. 649). Английское *heredity* в письменной форме впервые зафиксировано примерно в 1540 году, заимствовано из франц. *hérédité* (Klein, 1966, p. 723); в биологическом значении впервые применено Г. Спенсером в «Принципах биологии» в 1864 году (Spencer, 1864).

К этой же латинской основе восходит французское *héritage* 'наследование' (Ганшина, 1977, с. 427) и английское *inheritance* '1) наследование; 2) наследство; наследие; 3) биол. наследственность' (Гальперин (ред.), 1972, с. 715). Английское слово

заимствовано в XIV веке из ст.-франц. *enheritance* (Klein, 1966, p. 796).

Латинское *hērēditās* возводится к *hērēs* ‘1) наследник; 2) преемник’ и сопоставляется с греч. *χῆρος* ‘лишённый, пустой’. Суффикс *-ed-* придаёт этому слову восполнение. Интерпретируется всё это в контексте исторической концепции наследования, когда развитие личной собственности привело к созданию законов, не допускающих оставления сирот и вдов без наследства (Walde, Hofmann, 1938, S. 642). Таким образом, здесь можно увидеть идею, что никто не может остаться без наследства.

Немецкие *Erblichkeit* и *Vererbung* ‘1) наследственность; 2) наследование’ (Синягин и др., 1971) основой имеют *Erbe* ‘наследство, наследие’ (Лепинг, Страхова (ред.), 1976, с. 264), которое сопоставляется с лат. *orbus* ‘лишённый, осиротевший’, ст.-слав. *rabŭ* ‘холоп, раб’ (родственному нем. *Arbeit* ‘работа’) и восходит, в конечном счёте, к и.-е. **horb^h-* ‘отделять, обособлять, оставлять после себя’. В этой основе усматриваются три аспекта, связанных с сиротством, службой (работой) и наследием (Kluge, 2002).

Следует также привести и нем. *Nachfolge* ‘1) наследование; 2) преемственность’, в котором префикс *nach-* указывает ‘1) на движение вслед; 2) на подражание, повторение’, а *Folge* — ‘1) следствие, последствие, результат; 2) вывод, заключение; 3) последовательность, очередность’ (Лепинг, Страхова (ред.), 1976).

Русское *наследственность* есть суффиксальное производное от *наследственный*, которое есть также суффиксальное производное от *наследство*. Последнее слово известно в восточно- и южнославянских языках и происходит, в конечном счёте, от *след* ‘1) отпечаток, оттиск, оставляемый на твёрдой поверхности; 2) результат деятельности; 3) отметина, оставшаяся после какого-либо события; 4) уцелевшая, незначительная часть чего-либо’ (Евгеньева (ред.), 1988). Таким образом, в этом термине акцент ставится на следе, отпечатке, оставляемом предками в потомках.

Впервые *наследственность* как медико-биологический термин зафиксирован в словарях в 1835 году.

Онтогенез — «индивидуальное развитие особи, вся совокупность её преобразований от зарождения (оплодотворение яйцеклетки, начала самостоятельной) жизни органа вегетативного размножения или деления материнской одноклеточной особи) до конца

жизни (смерть или новое деление особи)» (Гиляров (гл. ред.), 1986, с. 425).

Книжный термин, впервые введённый в научный оборот Э. Геккелем (Haeckel, 1866) и применяемый во многих языках: греч. *ὀντογένεια, ὀντογένεση, ὀντογονία*, ит. *ontogenesi*, франц. *ontogénèse, ontogénie*, нем. *Ontogenese, Ontogenie*, англ. *ontogeny*.

Организация. Из существующих значений для нас важны следующие: «4. Характер строения, устройства чего-л[ибо]. 5. Физическое или психическое строение отдельного существа» (Евгеньева (ред.), 1986, с. 637). Таким образом, русскими эквивалентами должны рассматриваться *устройство, строение*.

Международный культурный термин, применяемый во многих языках со сходными значениями: греч. *ὀργανισμός*, ит. *organizzazione*, франц. *organisation*, нем. *Organisation*, англ. *organization*.

Русские *строение* и *устройство* являются производными одной и той же основы, да и значения у них сходные. Так, *строение* — это «взаимное расположение частей, частиц в составе чего-л[ибо], внутреннее устройство чего-л[ибо], структура» (Евгеньева (ред.), 1988, с. 289), а *устройство* — это «расположение и соотношение частей в каком-л[ибо] механизме, приспособлении и т.п., конструкция» (Евгеньева (ред.), 1988, с. 528).

Этим русским словам соответствуют греч. *κατασκευή*, из значений которого следует выделить '1) строительство; устройство; сооружение (*т.ж.* результат); 2) конструкция; 3) строение, структура; 4) лог. конструктивный способ рассуждения', *σύστασις* 'состав, строение структура', *διάρθρωσις* 'устройство' (Хориков, Малев, 1980), ит. *costituzione*, франц. *agencement*, нем. *Einrichtung, Gefüge*, англ. *formation, frame, framework*.

Существует ещё несколько терминов, по значению сходных с термином *организация*, обычно рассматриваемых как синонимы, хотя некоторые исследователи стараются придавать им разные значения.

Конструкция — «строение, устройство, взаимное расположение частей (сооружения, механизма и т.п.)» (Евгеньева (ред.), 1986, с. 92). Международный термин латинского происхождения, используемый в разных языках: лат. *cōnstrūctio*, ит. *costruzione*, франц. *construction*, нем. *Konstruktion*, англ. *construction*. Греческое соответствие — *κατασκευή*.

Структура — «взаиморасположение и связь составных частей чего-л[ибо], строение» (Евгеньева (ред.), 1988, с. 292). Международный термин латинского происхождения, используемый в разных языках: лат. *strūctūra*, ит. *struttura*, франц. *structure*, нем. *Struktur*, англ. *structure*. Греческие соответствия — *ὄψη*, *δομή*, *διάρθρωση*.

Система. Из существующих значений в данном контексте важно следующее: «устройство, структура, представляющие собой единство взаимно связанных частей» (Евгеньева (ред.), 1988, с. 99). Международный термин греческого происхождения, используемый в разных языках: греч. *σὺστημα*, ит. *sistema*, франц. *système*, нем. *System*, англ. *system*.

Организм — «в широком, самом общем смысле живой о[рганизм] — любая биол[огическая] или биокосная целостная система, состоящая из взаимозависимых и соподчинённых элементов, взаимоотношения к[ото]рых и особенности строения детерминированы их функционированием как целого. В этом смысле в понятие о[рганизма] входят не только особи (индивиды), но и колонии, семьи (у обществ[енных] животных), популяции, биогеоценозы и т.д. В узком смысле о[рганизм] — *особь*, индивидуум, “живое существо”» (Гиляров (гл. ред.), 1986, с. 429–430). Заимствованное слово; в русском языке в письменной форме впервые зафиксировано в 1833 году (Черных, 1999а, с. 602).

Термин основывается на понятии *орган*, которое имеет греческие корни. В древнегреческом языке употреблялось *ὄργανον* ‘орудие, инструмент, машина’, а также производные от него со значениями, восходящими к указанным значениям (Beekes, 2010, p. 1096). Но Аристотель в книге «О частях животных» для обозначения частей тела использовал термин *somatos morion*, а слово *organon* «инструмент, орудие» использовал в качестве особой пояснительной метафоры (Rehmann-Sutter, 2000). В греческом языке для обозначения инструмента имеется также синонимичное слово *mechane*. Однако в научном языке Нового времени эти слова приобрели противоположное значение. Для такого смыслового расхождения были этимологические основания. Так, в слове *mechos* (основа слова *mechane*) акцент делался на самом *средстве* для выполнения какой-либо деятельности. В дальнейшем под *механизмами* стали пониматься машины, которые могут работать и сами по себе, при минимальном участии человека. Тогда как в слове *ergon* (осно-

ва слова *organon*) акцент делался на самой *работе*, которую можно делать с помощью данного устройства. В дальнейшем в слове *орган* фокусировалось внимание на функциональной стороне устройства (Rehmann-Sutter, 2000).

В науке о живом термин *организм* впервые в научный оборот был введён Г. Шталем в качестве явного противопоставления *механизму*, причём в контексте критики механистических представлений Р. Декарта (Карпов, 1912). В латинский язык слово *organum* ‘орудие, инструмент’ заимствовано из греческого языка (Дворецкий, 1976, с. 711). В современном греческом языке указанное слово употребляется с более широким кругом значений; также появились производные *ὄργανισμός* ‘1) организм; 2) организация; 3) положение, закон’ и *ὄργανικός* ‘1) органический; 2) инструментальный’ и некоторые другие со значениями, производными от *органический* (Хориков, Малев, 1980, с. 584).

Как заметил К. Реман-Суттер, различия между понятиями организма и механизма конструктивны в контексте виталистической концепции Г. Штала, в которой под организмом понимается одушевлённый механизм. В контексте современной науки о живом различия между этими понятиями, как чаще всего считается, носят не онтологический, а контекстный характер (Rehmann-Sutter, 2000). Хотя предлагается также точка зрения, что организмы являются внутренне целенаправленными системами, а механизмы — внешне целенаправленными системами (Nicholson, 2013).

Термины *орган* и *организм* стали международными и в такой форме применяются во многих языках. Орган: греч. *ὄργανον*, лат. *organum*, ит. *organo*, франц. *organe*, нем. *Organ*, англ. *organ*. Организм: греч. *ὄργανισμός*, ит. *organismo*, франц. *organisme*, нем. *Organismus*, англ. *organism*.

Русским эквивалентом греч. *ὄργανον* будет *орудие* (этот термин употреблял К.Ф. Рулье (1954) для обозначения органа), а организма — *орудник* — зафиксированное диалектное слово со значением ‘орудующий чем-либо, кто распоряжается чем-либо, кто причина чему-либо’ (Даль, 1881, с. 715).

Русскому слову эквивалентны греч. *ἐργαλεῖον, σύνεργον*, ит. *arnese, attrezzo, strumento*, франц. *outil, instrument*, нем. *Werkzeug, Instrument*, англ. *implement, instrument, tool*.

Органицизм — структура мышления, в контексте которой естественные и социальные явления объясняются на основе понятий организма и организации.

Особь — «неделимая единица жизни» (Гиляров (гл. ред.), 1986, с. 435). Так, *особь* – это исконно русское слово, имеющее индоевропейскую основу с исходным значением ‘своё, личное, себе принадлежащее’ и такими производными значениями как ‘природа, совокупность личных свойств, свойство, сущность’ (Черных, 1999б, с. 183). В этом контексте понятие *особь* находится в противопоставлении с понятием, обозначающим нечто «необособленное, неотделённое». Таким образом, употребление термина *особь* предполагает наличие некоего целого, часть которого приобретает определённую самостоятельность и свойства, характеризующие только её. В современном биологическом употреблении термином *особь* обозначается реальный, самостоятельно существующий (автономный) экземпляр (образец) данного вида.

В греческом языке с таким функциональным значением применяется *ἄτομον*, однако русскому слову семантически соответствует *χώρα* ‘отдельно, раздельно; врозь, порознь; в отдельности’ (Хориков, Малев, 1980, с. 824), от которого в греческом языке не зафиксировано производное существительное со значением, соответствующим рус. *особь*. Аналогично в итальянском языке русскому слову функционально соответствует *individuo* ‘индивид, особь’, однако семантически соответствует *speciale* ‘специальный, особенный, особый’ и *specie* ‘1) вид; 2) качество, сорт, род’ (Зорько и др., 2002). Также и во французском языке функционально соответствует *individu* ‘индивид, особь’, а семантически — *particulier* ‘особый, отдельный’ и *particule* ‘частица, частичка’, образованные от *partie* ‘часть’, а также *spécial* ‘специальный, особый’, *spécimen* ‘экземпляр, образец’, *espèce* ‘порода, род, вид, сорт’ (Ганшина, 1977). Аналогично и в немецком языке русскому слову функционально соответствует *Individuum*, а семантически — *besonder* ‘особенный, особый, отдельный, частный’ (Лепинг, Страхова (ред.), 1976). Также в английском языке функционально соответствует *individual*, а семантически — *especial* ‘специальный, особенный, особый’, *special* ‘специальный, особенный, особый’, *particular* ‘особенный, особый, специфический’.

Преформизм — «учение о наличии в половых клетках организмов материальных структур, предопределяющих развитие зародыша и признаки образующегося из него организма» (Гиляров (гл. ред.), 1986, с. 504).

Признак — «показатель, примета, знак, по которым можно узнать, определить что-л[ибо]» (Евгеньева (ред.), 1987, с. 410). Происходит от *знак*, который происходит от *знать*, которое восходит к и.-е. **ǵen-* ‘знать’, которое, в свою очередь, происходит от и.е. **ǵen-* ‘рождать(ся)’ (Фасмер, 1986, с. 101).

Русскому *признак* как слову, происходящему от *знать*, семантически соответствует греческое *υπόρρισμα* ‘признак, черта, примета’ (от *υπόρα* ‘знание’).

Поскольку спектр значений этого слова очень широк, то в различных сферах, в том числе научной и философской применяются его синонимы. Основные из них следующие.

Атрибут — «1. *Филос.* Необходимое, существенное, неотъемлемое свойство предмета или явления, в отличие от случайных, преходящих его состояний. 2. Постоянная принадлежность, характерный признак. 3. *Грамм.* То же, что **определение**» (Евгеньева (ред.), 1985, с. 51). Происходит, в конечном счёте, от лат. *attributio* ‘1) предписание о выдаче денег, ассигновка, переводная расписка; 2) роль, назначенная функция; 3) *грам.* свойство, атрибут, сказуемое, признак’ (Дворецкий, 1976, с. 113). Международный книжный термин, применяемый в различных языках: ит. *attributo*, франц. *attribut*, нем. *Attribut*, англ. *attribute*.

Термины, восходящие к лат. *indicium* ‘показатель, признак, знак, доказательство, улика’ и *index* ‘признак, доказательство’ и применяемые в разных языках: ит. *indizio* ‘1) указание, признак; 2) примета’, франц. *indice* ‘знак, признак, симптом, показатель’, нем. *Index* ‘указатель, индекс, оглавление’, англ. *index* ‘указатель, индекс; знак, показатель’, рус. *индекс*.

Термины, восходящие к лат. *signum* ‘знак, отметка, клеймо; признак’ и применяемые в разных языках: ит. *segno* ‘признак, симптом, знак, примета’, франц. *signe* ‘признак, симптом, знак, примета’, нем. *Signum* ‘знак, ярлык, марка’, англ. *sign* ‘признак, примета, свидетельство’.

Симптом — «1. Характерное проявление или внешний признак какой-л[ибо] болезни. 2. Внешний признак какой-л[ибо] явле-

ния» (Евгеньева (ред.), 1988, с. 94). Происходит, в конечном счёте, от греч. *σύμπτωμα* ‘симптом, признак’ и применяется в разных языках: ит. *simtomo* ‘симптом’, франц. *symptôme* ‘симптом, признак’, нем. *Symptom* ‘симптом’, англ. *symptom* ‘симптом, признак’.

Характер — «1. Совокупность основных, наиболее устойчивых психических свойств человека, обнаруживающихся в его поведении. 2. Твёрдая, сильная воля, стойкость, упорство в достижении чего-л[ибо]. 3. Совокупность определяющих свойств, отличительная особенность, черта. 4. *Лит., иск.* Образ, содержащий типичные, обобщённые черты какой-л[ибо] группы людей, тип» (Евгеньева (ред.), 1988, с. 592). Происходит, в конечном счёте, от греч. *χαρακτήρ* ‘1) характер, нрав; 2) *перен.* характерная, отличительная черта’ и применяется в разных языках: лат. *charactēr* ‘особые свойства, отпечаток, своеобразие’, ит. *carattere* ‘характер, отличительный признак, особенность’, франц. *caractère* ‘свойства, признак, характерная черта’, нем. *Charakter* ‘характер, свойство, особенность’, англ. *character* ‘характерная особенность, отличительный признак, свойство’.

Особенность — «характерное, отличительное свойство, качество, признак кого-, чего-л[ибо]» (Евгеньева (ред.), 1986, с. 651). Происходит от *особенный*, а оно — от *особый*, которое предположительно происходит от др.-рус. *собь* ‘своеобразие, особенность, свойство’ (Фасмер, 1987, с. 162). Семантически этому русскому слову соответствуют греч. *ἰδιότητα* ‘1) свойство, качество; 2) особенность, отличительная черта; 3) атрибут’ (от *ἴδιος* ‘собственный, свой’), лат. *proprietas* ‘особенность, своеобразие; свойство, черта, признак’ (от *proprius* ‘особенный, своеобразный, отличительный, характерный; собственный’), ит. *proprietà* ‘свойство, качество, особенность’, франц. *propriété* ‘свойство, особенность’, англ. *property* ‘свойство, качество’, нем. *Besonderheit* ‘особенность’ (от *besonder* ‘особенный, особый; отдельный, частный’), *Eigenschaft* ‘качество, свойство’ (от *eigen* ‘собственный’).

Свойство — «качество, признак, составляющие отличительную особенность кого-, чего-л[ибо]» (Евгеньева (ред.), 1988, с. 56). Происходит от *свой* (Фасмер, 1987, с. 583).

Примета — «отличительный признак, по которому можно узнать кого-, что-л[ибо]» (Евгеньева (ред.), 1987, с. 423). Происходит от *метить* (Фасмер, 1987, с. 365). Семантически этому русскому

слову соответствуют греч. *σημείον* ‘признак, симптом, примета’, *σημάδι* ‘признак, симптом; примета, знак’ (от *σημα* ‘знак’, причём знак, наносимый тем или иным способом (клеймением, маркировкой, мечением, калечением) на предмет), лат. *nota* ‘отличительная черта, свойство, качество’ (от *noto* ‘обозначать, отмечать; царапать; помечать, начертать, записывать, писать’), нем. *Zeichen* ‘знак; признак, примета’, *Anzeichen* ‘знак; признак, примета; предзнаменование, симптом’ (от *zeichnen* ‘рисовать, чертить; отмечать, метить, клеймить’), *Mal* ‘знак, признак; пометка, отметка, метка’ (от *malen* ‘рисовать, изображать’), *Merkmal* ‘примета, признак, отличительная черта, отличительный знак’ (от *merken* ‘1) метить (*бельё*); 2) замечать, отмечать; понимать’), англ. *trait* ‘характерная черта, особенность, свойство’, происходящее в конечном счёте от лат. *trahere* ‘рисовать, чертить’.

С последней группой слов семантически сходны нем. *Beschaffenheit* ‘свойство, качество, состояние (*дел*)’, происходящее от *beschaffen* ‘имеющий те или иные свойства’, а оно — от *schaffen* ‘делать, сделать’ и англ. *feature* ‘особенность, характерная черта, признак, свойство’, происходящее в конечном счёте от лат. *facere* ‘делать’. От этого же глагола происходит лат. *factum* ‘сделанное, деяние, действие, поступок’, от которого происходит термин *факт*.

Также следует указать на франц. *particularité* ‘особенность, своеобразие, свойство’, происходящее от *particulier* ‘особый, отдельный’, а оно — от *partie* ‘часть’, т.е. исходно семантически акцент делается на некой обособленной, выделяющейся части.

Приспособленность — репродуктивный успех особи с определённым генотипом. *Приспособленность* необходимо отличать от *адаптации*. Однако многими исследователями эти термины воспринимаются как синонимы. Надо сказать, что для обозначения этого явления в русской науке выбран крайне неудачный термин, но так сложилось исторически.

Возможно, наилучшим образом это явление обозначается англ. *fitness*, которое заимствовано в другие языки: ит. *fitness*, франц. *fitness*, нем. *Fitness*. В какой-то мере этому слову соответствуют ит. *idoneita* (от *idoneo* ‘годный, подходящий’) и нем. *Angepasstheit* и *Tauglichkeit*.

Развитие. Из существующих общих значений для нас важны следующие: «2. Ход, протекание. 3. Процесс перехода из одного

состояния в другое, более совершенное» (Евгеньева (ред.), 1987, с. 593). В «Биологическом энциклопедическом словаре» статья на это слово отсутствует. Если определённая теоретическая конструкция в науке о живом основывается на понятии *процесса*, то термины, обозначающие процесс, движение крайне важны, поэтому следует сделать подробный анализ этих терминов, причём особое значение имеют такие термины, которые указывают на изменение самого объекта, а не только на его перемещение.

Движение — «1. Изменение положения предмета или его частей, перемещение; состояние, противоположное неподвижности, покою. 2. *Филос.* Способ существования матери, её всеобщее неотъемлемое свойство; непрерывный процесс изменения и развития материального мира. 3. Перемещение в пространстве в каком-л[ибо] направлении; передвижение. 4. Изменение положения тела или его частей; телодвижение, жест. 5. Внутреннее побуждение, душевное переживание. 6. *Перен.* Общественная деятельность, преследующая определённые цели. 7. Количественное или качественное изменение; рост, развитие. 8. Развитие действия в литературном произведении, напряжённость, оживлённость его» (Евгеньева (ред.), 1985, с. 368). В русском языке из слов, обозначающих процесс, *движение* обладает наиболее широким диапазоном значений. Однако его происхождение от глагола *двигать* указывает, что исходным впечатлением было как раз пространственное перемещение тела. Семантически этому русскому слову соответствуют греч. *κίνημα, κίνησις*, лат. *mōtus*, ит. *moto, movimento*, франц. *mouvement*, нем. *Motion, Bewegung*, англ. *motion, move, movement*.

Течение — действие по глаголу *течь*: «1. Литься непрерывной струёй, потоком; струиться. 3. Двигаться плавно, неторопливо. 4. *Перен.* Идти, двигаться сплошным непрерывным потоком, массой. 5. Проходить, совершаться, протекать», а также «2. Движение воды в речном русле, а также сама движущаяся вода. 3. Литературно-художественное или общественно-политическое направление» (Евгеньева (ред.), 1988, с. 364). Здесь исходным впечатлением было течение воды. Семантически этому русскому слову соответствуют греч. *ροή*, ит. *corrente*, франц. *courant*, нем. *Strom*, англ. *current*.

Ход. Из множества значений этого слова следует указать на следующие: «1. Движение, перемещение в каком-л[ибо] направлении. 2. Развитие, течение чего-л[ибо]» (Евгеньева (ред.), 1988, с.

610). Здесь исходным впечатлением была ходьба человека. Семантически этому русскому слову соответствуют греч. *πορεία*, лат. *cur-sus*, ит. *andamento, corso*, франц. *marche*, нем. *Gang, Lauf, Verlauf, Zug, Wandel*.

Происхождение. Семантически этому русскому слову соответствуют лат. *prōventus*, ит. *provenienza*, франц. *provenance*, англ. *provenance, provenience*, нем. *Wandlung, Umwandlung, Verwandlung*.

Нисхождение. Термин связан с генеалогией — нисходящей линией родства. Именно этот момент выразил Ч. Дарвин в названии своей теории — «descent with modification» (Darwin, 1859). Во французском издании это название было переведено как «descendance modifiée» (Darwin, 1862). В немецком издании название дарвиновской теории переводится различно: как теория «abändernden Nachkommenschaft», или как «Abänderung», или как «Abstammung mit fortwährender Abänderung» (Darwin, 1860). В различных рус. изданиях название теории переводилось различно. Так, С.А. Рачинский чаще всего переводил как «теория потомственного видоизменения», но также и «теория потомственной связи» и «теория потомственности» (Дарвин, 1864). В изданиях 1930-х годов перевод также разнообразен: «теория родственного происхождения путём изменений», «теория происхождения путём изменений», «теория единства происхождения, сопровождаемого изменением» и даже «теория эволюции» (Дарвин, 1935, 1937, 1939).

К этому следует добавить, что Д.Н. Соболев процесс перехода от предков к потомкам назвал «происхождение», или «десценденция». Если при этом акцент делается на преобразовании форм, то такой процесс он обозначил словом «трансформация». Ну, а словом «развитие» («эволюция») он назвал постепенное изменение особой категории признаков — градационных (Соболев, 1914).

Расхождение. Семантически этому русскому слову соответствуют греч. *διάστασις*, ит. *differenza*, франц. *divergence*, нем. *Divergenz, Verschiedenheit*, англ. *divergence*, а также рус. *дивергенция*.

Процесс — «последовательная смена каких-л[ибо] явлений, состояний и т.п., ход развития чего-л[ибо]» (Евгеньева (ред.), 1987, с. 544). Книжный термин латинского происхождения: лат. *prōcessus*, ит. *processo*, франц. *processus*, нем. *Prozeß*, англ. *process*.

Живые существа не только передвигаются в пространстве, но и сами непрерывно изменяются и порождают себе подобных. Здесь

следует сфокусировать внимание на словах, обозначающих возникновение существ, их непрерывное изменение в течение определённого времени и завершение существования.

Изменение — перемена прежнего состояния на иное. Происходит от *менять*. Семантически этому русскому слову соответствуют греч. *ἀλλαγή, μεταλλαγή*, лат. *mūtatio* (от этого слова происходят международные научные термины: ит. *mutazione*, франц. *mutation*, нем. *Mutation*, англ. *mutation*, рус. *мутация*), франц. *changement*, нем. *Änderung, Abänderung, Veränderung, Umänderung, Wechsel, Abwechslung*, англ. *change*.

Образование — создание, появление, возникновение чего-либо. *Образ* происходит от *об* и *резать* (Фасмер, 1987, с. 106). Семантически этому русскому слову соответствуют греч. *διαμόρφωσις*, ит. *formazione*, франц. *formation*, нем. *Gestaltung, Bildung, Ausbildung, Umbildung*, англ. *formation*, а также рус. *формирование*.

Преобразование — коренное изменение, переделка, перестройка чего-либо. Семантически этому русскому слову соответствуют греч. *μεταμόρφωσις*, давшего начало международному научному термину: ит. *metamorfosi*, франц. *métamorphose*, нем. *Metamorphose*, англ. *metamorphose, metamorphosis*, рус. *метаморфоз*; лат. *trānsfōrmātio* (от него происходит международный научный термин: ит. *trasformazione*, франц. *transformation*, нем. *Transformation*, англ. *transformation*, рус. *трансформация*), ит. *riforma*, франц. *réformation*, нем. *Reformation, Umgestaltung*, англ. *reformation*.

Возникновение — появление, зарождение чего-либо. Основа этого слова происходит от ст.-слав. *никнути* 'вырастать' (Фасмер, 1987, с. 74).

Порождение, зарождение. Семантически этому русскому слову соответствуют греч. *γένεσις* (к нему восходят ит. *genesì*, франц. *genèse*, нем. *Genesis*, англ. *genesis*), лат. *orīginis* (к нему восходят ит. *origine*, франц. *origine*, англ. *origin*), нем. *Geburt*.

Становление — «Приобретение определённых признаков и форм в процессе развития, формирование» (Евгеньева (ред.), 1988, с. 247). Происходит от *становиться*. Семантически этому русскому слову соответствуют греч. *γίνωμα*, ит. *divenire*, франц. *devenir*, нем. *Entstehen, Entstehung, Werden*.

Осуществление. Буквально означает «приведение в существование, в сущее». На других языках аналогом этого русского слова будет *овеществление (реализация)*: ит. *realizzazione*, франц. *réalisation*, нем. *Realisation*, англ. *realization*. Другим аналогом будут слова со значением «приведение в действительность»: ит. *effettuazione*, англ. *effectuation*, нем. *Verwirklichung*.

Преращение — обращение во что-то иное, переход в другое состояние, принятие иного вида. Происходит от *вращать*. Семантически этому русскому слову соответствуют греч. *μετατροπή*, ит. *conversione*, франц. *conversion*, англ. *conversion*.

Модификация. Восходит, в конечном счёте, к лат. *modifico* ‘размерять, расчленять на ритмические элементы, делать размеренным’, *modificatio* ‘установление меры, определение размера, деление на ритмические части’. От этого слова происходит международный научный термин: ит. *modificazione*, франц. *modification*, нем. *Modifikation*, англ. *modification*, рус. *модификация*. Изначальным смыслом этого слова было ‘размерять, устанавливая меру’. Подходящим греческим эквивалентом является *τροποποίησης*.

Вариация. Восходит, в конечном счёте, к лат. *vario* ‘разнообразить, делать разнообразным’. От этого слова происходит международный научный термин: ит. *variazione*, франц. *variation*, нем. *Variation*, англ. *variation*, рус. *вариация*. Подходящим греческим эквивалентом является *παράλλαξις*.

Немецкое *Geblüt* ‘кровь, происхождение, род’, происходящее от *Blut* ‘1) кровь, 2) кровь, происхождение, порода’, делает акцент на кровнородственном происхождении.

Немецкое *Ursprung* ‘происхождение’ происходит от *Sprung* ‘прыжок, скачок’. В этом слове акцент делается на скачкообразном характере происхождения.

Завершение — полное окончание чего-либо. Происходит от *верх* и потому ассоциируется с вертикалью. Семантические соответствия в других языках отсутствуют.

Окончание — завершение, доведение чего-либо до конца. Происходит от *конец* и потому ассоциируется с границей по горизонтали. Антоним — *начало*. Семантически этому слову соответствуют греч. *τέλος, τέλεισμα, ἀποπεράτωσις, τέρμα*, лат. *finis* (к нему восходят ит. *fine, finale*, франц. *fin, finale*, нем. *Finale*, англ. *finale, finality*, рус. *финал*), *terminus* (к нему восходят ит. *terminazione*,

франц. *terminaison*, англ. *termination*), франц. *achèvement*, нем. *Beendigung, Vollendung, Abschluß*, англ. *end*.

В некоторых языках имеются слова со значением ‘завершение, окончание’, но имеющие иную семантику.

Итальянское *ultimazione* ‘завершение, доведение до конца’ происходит от *ultimo* ‘последний’, т.е. в нём делается акцент на завершении счётной последовательности.

Немецкое *Aufhören* ‘окончание, прекращение’ происходит от *hören* ‘слушать, слышать’, т.е. в нём делается акцент на завершении чего-то, что воспринимается на слух.

Английское *completion* ‘завершение, окончание’ происходит, в конечном счёте, от лат. *compleo* ‘наполнять’, т.е. семантически акцент делается на завершении путём заполнения чего-то.

Распад — прекращение существования в результате потери целостности, единства. Происходит от *надать*. Семантически этому слову соответствуют ит. *rovina*, франц. *ruine*, нем. *Ruin, Verfall, Zerfall*, англ. *ruin*.

Разложение — распад объекта на составляющие элементы, а также в узком смысле — распад органических тел. Основой является *-лож-ить*. Семантически этому слову соответствует нем. *Zersetzung*.

Дезинтеграция — распадение целого на составные элементы. Международный научный термин, применяемый в различных языках: ит. *disintegrazione*, франц. *désintégration*, нем. *Desintegration*, англ. *desintegration*. Этому слову соответствуют греч. *ἀποσύνθεσις*, ит. *distruzione*, франц. *désagrégation, destruction*, нем. *Zerteilung*, англ. *destruction, decomposition*.

Гибель — прекращение существования вследствие неблагоприятных условий.

Уничтожение — разрушение, прекращение существования чего-либо. Трактат Аристотеля «Περὶ γενέσεως καὶ φθοράς» переводится на разные языки следующим образом: лат. «De generatione et corruptione», франц. «De la génération et la corruption», нем. «Über Werden und Vergehen», англ. «On generation and corruption», рус. «О возникновении и уничтожении». Рус. слову семантически соответствует нем. *Vernichtung* ‘уничтожение, истребление, разрушение’.

Немецкие *Niedergang, Untergang* со значением ‘гибель’ происходят от *Gang* ‘хождение, ход’. Также от *gehen* ‘идти, ходить’ происходит и *Vergehen* ‘исчезновение, уничтожение’.

Немецкие *Verderb, Verderben, Verderbnis* ‘гибель’ являются производными *verderben* ‘портить’.

Немецкое *Verwesung* ‘тление, гниение, разложение’ происходит от *verwesen* ‘тлеть, гнить, разлагаться’.

Греческое *καταστροφή* ‘катастрофа, гибель; разрушение, уничтожение’ буквально означает «поворот вниз».

Таким образом, в разных языках имеется значительное количество слов, обозначающих различные аспекты движения, процесса, развития. Однако для обозначения развития со значением «необратимый процесс историч[еского] изменения живого» (Гиляров (гл. ред.), 1986, с. 726) в большинстве языков применяется термин, производный от лат. *ēvolūtio* ‘развёртывание (свитка)’: ит. *evoluzione*, франц. *évolution*, нем. *Evolution*, англ. *evolution*, рус. *эволюция*. В этот термин исходно заложен преформационный смысл. Исконные термины со значением ‘развитие’ также несут этот смысл. Так, ит. *sviluppo* буквально означает ‘распутывание’. То же самое означают франц. *développement* и англ. *development*. В немецком языке более богатая лексика, сформировавшаяся на основе *Wickel* ‘свиток’. Распространённым термином является *Entwicklung*; но также используются *Abwicklung, Aufwärtsentwicklung, Vorwärtsentwicklung*. Рус. *развитие* происходит от *вуть* и буквально означает развёртывание того, что было свито, завито. Греч. *ἐξέλιξις* ‘эволюция, развитие’ имеет аналогичное буквальное значение.

Филогенез — «историч[еское] развитие мира живых организмов как в целом, так и отд[ельных] таксономических групп: царств, типов (отделов), классов, отрядов (порядков), семейств, родов, видов» (Гиляров (гл. ред.), 1986, с. 673).

Книжный термин, впервые введённый в научный оборот Э. Геккелем (Haeckel, 1866) и применяемый во многих языках: греч. *φυλογένεια, φυλογονία*, ит. *filogenesi*, франц. *phylogénèse, phylogénie*, нем. *Phylogenese*, англ. *phylogenesis, phylogeny*.

Функция — «1. Явление, зависящее от другого и изменяющееся по мере изменения другого явления. 2. *Мат.* Переменная величина, меняющаяся в зависимости от изменения другой величины (аргумента). 3. *Биол.* Работа, производимая органом, организмом, как проявление его жизнедеятельности. 4. *перен.* Обязан-

ность, круг деятельности. 5. Значение, назначение, роль» (Евгеньева (ред.), 1988, с. 587).

Источником является лат. *fūctio*, давшее начало международному научному термину: ит. *funzione*, франц. *fonction*, нем. *Funktion*, англ. *function*.

В XIX веке в русских биологических трудах применялся эквивалент — *отправление*, производное от *править* ‘совершать, осуществлять, исполнять’. Этому слову соответствуют греч. *λειτουργία*, нем. *Verrichtung*.

Целое — нечто, присутствующее совершенно, полностью, без изъяна и недочетов. Родственные слова: *цель*, *целостность*, *целесообразность*¹¹⁴, *целенаправленность*¹¹⁵ (*целеустремлённость*). Восходит к и.-е. **koil-* ‘невредимый, целый’. Другое значение связано со здоровьем, о чём говорят производные этой основы, например, *целительство*, *исцеление*. К этой когнате принадлежит др.-в.-нем. *heil* ‘здоровый, целый’. В современном нем. языке производными этой основы являются *heil* ‘целый, цельный, невредимый’, *Heil* ‘благо, благополучие, спасение, счастье’, *heilen* ‘лечить, исцелять’, *heilig* ‘святой; священный’, *Heilige* ‘святой’. К этой когнате относятся англ. *whole* ‘целое’, *wholeness* ‘цельность, целостность; полнота’.

В других языках *целое* и *цель* принадлежат к разным когнатам. Так, следующие когнаты включают слова со значениями ‘целое’ и ‘целостность’.

Интеграция. Слова, принадлежащие к этой когнате, восходят к лат. *integritas* ‘совокупность’ и используются во многих языках: ит. *integrale* ‘единый, цельный, полный’, *intero* ‘целый, целостный, полный’, *integrita* ‘целость, целостность’, франц. *intégral* ‘цельный, единый, нетронутый; интегральный’, *intégrité* ‘целость, полнота’, нем. *integral* ‘единый, целостный’, *Integrität* ‘целостность, неделимость’, англ. *integral* ‘целое, неделимое’, *integrality* ‘целостность, цельность, полнота’, *integrity* ‘целостность, нетронутость, чистота’, *entire* ‘полный, целый, весь’, *entirety* ‘полнота, цельность’, а также рус. *интеграция* ‘объединение частей в целое’.

¹¹⁴ Целесообразность в биологическом отношении трактуется как «приспособленность организмов к условиям существования и согласованность работы разл[ичных] органов в целостном организме» (Гиляров (гл. ред.), 1986, с. 699).

¹¹⁵ Целенаправленность — «стремление к определённой цели, подчинённость (мыслей, действий) одной определённой цели» (Евгеньева (ред.), 1988, с. 636).

Тотальность. Слова, принадлежащие к этой когнате, восходят к лат. *tōtum* ‘всё, целое, совокупность’ и используются во многих языках: ит. *totale* ‘целый, полный; общий; суммарный; итоговый’, франц. *total* ‘всё, целое’, *tout* ‘всё; целое’, нем. *Totalität* ‘цельность, совокупность, тотальность’, англ. *total* ‘весь, целый, совокупный’, а также рус. *тотальный* ‘всеобъемлющий, всеобщий’ и *тотальность*.

Греческое *ὅλον* ‘всё, целое’ дало начало некоторым словам, касающихся различных аспектов целого и употребляемых в различных языках: *холизм*, *голография*, *холон*.

Греческое *ἀκέραιος* ‘целый, целостный; нетронутый; невредимый; нераздробленный; неизменный’, греч. *ἀκέραιότητης* ‘целостность, цельность; нетронутость, невредимость’.

Немецкое *Ganze* ‘целое, совокупность’, *ganz* ‘весь, целый; неповреждённый’, *Ganzheit* ‘цельность, целостность’.

Немецкое *Gesamt* ‘целое, общее’, *gesamt* ‘весь, целый, общий’.

Слова со значениями ‘цель’ и ‘целесообразность’ принадлежат к другим когнатам. В приводимый список слов не включены слова со значением ‘мишень’.

Латинское *finis* имеет широкий спектр значений, в том числе и ‘конец, цель, назначение, намерение’. К нему восходят ит. *fine* ‘цель, намерение, замысел’, *finalita* ‘целесообразность, целеустремлённость’, франц. *fin* ‘намерение, цель’, рус. *финал*.

Латинское *intentio*. Основные значения связаны с протяжением, но это латинское слово также имеет значение ‘намерение, замысел’. К нему восходят: ит. *intento* ‘намерение, желание, стремление, цель’, франц. *intention* ‘замысел, намерение, цель’, нем. *Intention* ‘намерение’, англ. *intention* ‘намерение, умысел, стремление, цель’, рус. *интенция*.

Греческое *σκοπός* ‘цель, намерение’, *σκοπιότητης* ‘целесообразность, уместность’, ит. *scopo* ‘цель’.

Немецкое *Ziel* ‘цель’, *zielbewußt*, *zielklar* ‘целеустремлённый, сознательный’, *Zielstreben*, *Zielstrebigkeit* ‘целеустремлённость’.

Немецкое *Zweck* ‘цель, надобность’, *zweckmäßig* ‘целесообразный’, *Zweckmäßigkeit* ‘целесообразность’.

Английское *aim* ‘цель, намерение, стремление, замысел’.

Английское *advisability* ‘целесообразность’ (от *advise* ‘советовать’).

Английское *goal* ‘цель, задача’.

Английское *purpose* ‘цель, намерение, замысел’, *purposefulness* ‘целеустремлённость, целенаправленность’.

Часть — доля целого.

Этому русскому слову соответствуют греч. *μέρος, μερίδα*, а в значении ‘часть организма’ — *μόριον*.

К лат. *pars, partis* восходят ит. *parte*, франц. *part, partie*, нем. *Part*, англ. *part*.

К лат. *portio* восходят ит. *porzione*, франц. *portion*, нем. *Portion*, англ. *portion*, рус. *порция*.

В немецком языке используется самобытное слово — *Teil*.

Элемент имеет много значений, но основным является ‘составная часть чего-либо’. Восходит, в конечном счёте, к лат. *elementum* ‘первичная материя, стихия, первоначало’, от которого происходят слова со многими значениями: ит. *elemento*, франц. *élément*, нем. *Element*, англ. *element*. Этим словам соответствует греч. *στοιχεῖον*.

Компонент — составная часть чего-либо. Восходит к лат. *componens*, от которого происходят также ит. *componente*, франц. *composant*, нем. *Komponente*, англ. *component*.

Эпигенез — «учение о зародышевом развитии организмов как процессе, осуществляемом путём последовательных новообразований в противовес признанию существования в половых клетках и зачатках зародыша изначального многообразия структур» (Гиляров (гл. ред.), 1986, с. 738).

В такой форме применяется во многих языках: греч. *ἐπιγένεσις*, ит. *epigenesi*, франц. *épigénèse*, нем. *Epigenese*, англ. *epigenesis*.

Литература

- Аристотель*. 1937. О частях животных. Б.м.: Биомедгиз. 219 с.
- Аристотель*. 1940. О возникновении животных. М., Л.: АН СССР. 250 с.
- Ахутин А.В.* 1988. Понятие «природа» в античности и в Новое время («фюсис» и «натура»). М.: Наука. 207 с.
- Ашмарин И.П.* 1975. Загадки и откровения биохимии памяти. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. 160 с.
- Бауэр Э.С.* 1935. Теоретическая биология. М., Л.: Изд. ВИЭМ. 206 с.
- Беклемишев В.Н.* 1994. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd. 250 с.
- Белинцев Б.Н.* 1991. Физические основы биологического формообразования. М.: Наука. 256 с.
- Белоголовый Ю.А.* 1915. Живые растворы организмов // «Временник» Общества содействия успехам опытных наук и их практических применений имени Х.С. Леденцова. Т. 6. Прил. 6. М. 180 с.
- Белоусов Л.В.* 1963. Истоки, развитие и перспективы теории биологического поля // Физические и химические основы жизненных явлений. М.: АН СССР. С. 59–117.
- Белоусов Л.В.* 1971. Проблема эмбрионального формообразования. М.: Изд-во Моск. ун-та. 174 с.
- Белоусов Л.В.* 1987. Биологический морфогенез. М.: Изд-во Моск. ун-та. 239 с.
- Белоусов Л.В.* 2006. Морфомеханический аспект эпигенеза // Генетика. Т. 42. № 9. С. 1165–1169.
- Белоусов Л.В.* 2008. «Наша отличная от обычной установка ...» (О научном наследии А.Г. Гурвича) // Онтогенез. Т. 39. № 5. С. 379–389.
- Белоусов Л.В.* 2009. Морфогенез, морфомеханика и геном // Вестн. ВОГиС. Т. 13. № 1. С. 29–36.
- Белоусов Л.В.* 2012. Порождающие механо-геометрические правила морфогенеза // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 154–163.
- Белоусов Л.В., Гурвич А.А., Залкинд С.Я., Каннегисер Н.Н.* 1970. Александр Гаврилович Гурвич (1874–1954). М.: Наука. 203 с.
- Беляев Д.К.* 1974. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Вып. 2. Л. С. 76–84.
- Беляев Д.К.* 1983. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы). Л.: Наука. С. 266–277.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н.* 1989. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука. С. 155–169.

250 Литература

- Берг Л.С.* 1922. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. П.: Госиздат. 306 с.
- Берг Р.Л.* 1956. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка // Бот. журн. Т. 41. № 3. С. 318–334.
- Берг Р.Л.* 1958. Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору в эволюции цветка // Бот. журн. Т. 43. № 1. С. 12–28.
- Берг Р.Л.* 1959. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // Вестн. Ленинград. ун-та. № 9. С. 142–152.
- Берг Р.Л.* 1960. Межвидовая и внутривидовая изменчивость жилкования крыла в семействе дрозофилид (*Drosophilidae*) // Применение математических методов в биологии. Сб. 1. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. С. 47–64.
- Берг Р.Л.* 1964. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // Применение математических методов в биологии. Сб. 3. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. С. 23–60.
- Бергсон А.* 1914. Собрание сочинений. Т. 3. Материя и память. СПб.: Издание М.И. Семёнова. 249 с.
- Бергсон А.* 2001. Творческая эволюция. М.: ТЕРРА–Книжный клуб; КАНОН-пресс-Ц. 384 с.
- Бляхер Л.Я.* 1955. История эмбриологии в России. М.: АН СССР. 375 с.
- Бляхер Л.Я.* 1971. Проблема наследования приобретённых признаков. М.: Наука. 274 с.
- Бэр К.М.* 1950 История развития животных. Т. 1. М., Л.: АН СССР. 466 С.
- Васильев А.Г.* 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 639 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О.* 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Т-во науч. изд. КМК. 471 с.
- Васнецов В.В.* 1938. Экологические корреляции // Зоол. журн. Т. 17. № 4. С. 561–581.
- Вейсман А.* 1894. Всемогущество естественного подбора. СПб.: Типо-литография Ю.Я. Римана. С. 3–28.
- Вейсман А.* 1905. Лекции по эволюционной теории. Ч. 1. М.: Изд. М. и С. Сабашниковых. 505 с.
- Вейсман А.Д.* 1899. Греческо-русский словарь. СПб.: Изд. автора. 693 с.
- Венгеров П.Д.* 2001. Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та. 246 с.
- Вершинин В.Л., Гилева Э.А., Глотов Н.В.* 2007. Флуктуирующая асимметрия мерных признаков у остромордой лягушки: методические аспекты // Экология. № 1. С. 75–77.
- Вольф К.Ф.* 1950. Теория зарождения. М., Л.: АН СССР. 630 с.

- Выханду Л.К.* 1964. Об исследовании многопризнаковых биологических систем // Применение математических методов в биологии. Сб. 3. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. С. 19–22.
- Гайсинович А.Е.* 1961. К.Ф. Вольф и учение о развитии организмов. М.: АН СССР. 548 с.
- Гайсинович А.Е.* 1988. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука. 424 с.
- Галл Я.М.* 2005. Адаптивные модификации и естественный отбор (Эволюционно-биологическое наследие Е.И. Лукина) // Вестн. ВОГиС. Т. 9. № 4. С. 534–540.
- Гальперин И.Р.* (ред.). 1972. Большой англо-русский словарь. Т. 1. М.: Сов. энциклопедия. 822 с.
- Ганишина К.А.* 1977. Французско-русский словарь. М.: Рус. яз. 912 с.
- Гассенди П.* 1966. Сочинения. Т. 1. М.: Мысль. 431 с.
- Гаузе Г.Ф.* 1940. Роль приспособляемости в естественном отборе // Журн. общ. биол. Т. 1. № 1. С. 105–120.
- Гаузе Г.Ф.* 1941. Проблема стабилизирующего отбора // Журн. общ. биол. Т. 2. № 2. С. 193–209.
- Геккель Э.* 1937. Мировые загадки. М.: ОГИЗ. 536 с.
- Гёте И.В.* 1957. Избранные сочинения по естествознанию. М., Л.: АН СССР. 553 с.
- Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Зыков С.В., Кишняев И.А.* 2007. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения // Журн. общ. биол. Т. 68. № 3. С. 221–230.
- Гиляров М.С.* (гл. ред.). 1986. Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. 831 с.
- Голубовский М.Д.* 2000. Век генетики: эволюция идей и понятий. Научно-исторические очерки. СПб.: Борей Арт. 262 с.
- Гордеева И.В.* 2016. Коэффициент флуктуирующей асимметрии листовой пластинки как показатель общего экологического стресса // Успехи соврем. науки. Т. 9. № 12. С. 105–109.
- Гранович А.И., Островский А.Н., Добровольский А.А.* 2010. Морфопроецесс и жизненные циклы организмов // Журн. общ. биол. Т. 71. № 6. С. 514–522.
- Гродницкий Д.Л.* 2002. Две теории биологической эволюции. Саратов: Научн. книга. 160 с.
- Гурвич А.Г.* 1911. Понятие нормировки и детерминации в биологии // Вопросы философии и психологии. Кн. 107. С. 129–155.
- Гурвич А.Г.* 1914. Проблемы наследственности // Природа. № 7–8. С. 643–862.
- Гурвич А.Г.* 1944. Теория биологического поля. М.: Советская наука. 156 с.

252 Литуратура

- Гурвич А.Г.* 1977. Избранные труды. М.: Медицина. 352 с.
- Гурвич А.Г.* 1991. Принципы аналитической биологии и теории клеточных полей. М.: Наука. 288 с.
- Даль В.* 1881. Толковый словарь живого великорусского языка. Т. 2. СПб., М.: Изд. М.О. Вольфа. 807 с.
- Данилевский Н.Я.* 1885. Дарвинизм. Критическое исследование. Т. 1. Ч. 1. СПб.: Изд. М.Е. Комарова. 519 с.
- Дарвин Ч.* 1864. О происхождении видов. СПб.: Изд. А.И. Глазунова. 399 с.
- Дарвин Ч.* 1935. Происхождение видов. М., Л.: Сельхозгиз. 630 с.
- Дарвин Ч.* 1937. Происхождение видов. М., Л.: Госиздат. 762 с.
- Дарвин Ч.* 1939. Сочинения. Т. 3. М., Л.: АН СССР. 831 с.
- Дарвин Ч.* 1951. Сочинения. Т. 4. М., Л.: АН СССР. 883 с.
- Дворецкий И.Х.* 1976. Латинско-русский словарь. М.: Рус. яз. 1096 с.
- Декарт Р.* 1934. Космогония: Два трактата. М., Л.: Гостехиздат. 326 с.
- Декарт Р.* 1989. Сочинения. Т. 1. М.: Мысль. 654 с.
- Докинз Р.* 2013. Эгоистичный ген. М.: АСТ, Corpus. 510 с.
- Дриш Г.* 1915. Витализм. Его история и система. М.: Наука. 279 с.
- Дубинин Н.П.* 1966. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат. 743 с.
- Евгеньева А.П.* (ред.). 1985. Словарь русского языка. Т. 1. М.: Рус. яз. 696 с.
- Евгеньева А.П.* (ред.). 1986. Словарь русского языка. Т. 2. М.: Рус. яз. 736 с.
- Евгеньева А.П.* (ред.). 1987. Словарь русского языка. Т. 3. М.: Рус. яз. 752 с.
- Евгеньева А.П.* (ред.). 1988. Словарь русского языка. Т. 4. М.: Рус. яз. 800 с.
- Егоров Ю.Е.* 1979. Корреляционные плеяды и стабилизация онтогенеза у млекопитающих // Журн. общ. биол. Т. 40. № 4. С. 579–586.
- Ерофеева Е.А.* 2014. Влияние свинца на флуктуирующую асимметрию листа гороха посевного (*Pisum sativum* L.) // Вест. ННГУ. № 1. С. 162–165.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю.* 2008. Многомерный анализ биологических данных. СПб. 86 с.
- Жоффруа Сент-Илер Э.* 1970. Избранные труды. М.: Наука. 706 с.
- Журавлёв А.Ф., Шанский Н.М.* (ред.). 2007. Этимологический словарь русского языка. Вып. 10. М.: Изд-во МГУ. 400 с.
- Заика В.Е.* 1985. Балансовая теория роста животных. Киев: Наук. думка. 192 с.
- Зайцев Г.Н.* 1990. Математика в экспериментальной ботанике. М.: Наука. 296 с.

- Захаров В.М.* 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука. 216 с.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т.* 2000. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России. 68 с.
- Зорько Г.Ф., Майзель Б.Н., Скворцова Н.А.* 2002. Большой итальянско-русский словарь. М.: Рус. яз. 1018 с.
- Иберла К.* 1980. Факторный анализ. М.: Статистика. 398 с.
- Йогансен В.Л.* 1935. О наследовании в популяциях и чистых линиях. М., Л.: Сельхозгиз. 79 с.
- Исаева В.В., Преснов Е.В.* 1990. Топологическое строение морфогенетических полей. М.: Наука. 256 с.
- Каммерер П.* 1927. Загадка наследственности. М., Л.: Госиздат. 236 с.
- Камишилов М.М.* 1934. Генотип как целое // Успехи соврем. биол. Т. 3. № 2. С. 181–207.
- Камишилов М.М.* 1941. Корреляции и отбор // Журн. общ. биол. Т. 2. № 1. С. 109–128.
- Камишилов М.М.* 1967. Роль фенотипа в эволюции. I. Фенотипическая форма наследственной изменчивости // Генетика. № 12. С. 108–116.
- Камишилов М.М.* 1974. О гипотезе замены фенкопий генокопиями // История и теория эволюционного учения. Л.: ИИЕТ. С. 57–60.
- Канаев И.И.* 1963. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии. М., Л.: АН СССР. 299 с.
- Канаев И.И.* 1966. Жорж Луи Леклер де Бюффон (1707–1788). М.: Наука. 266 с.
- Канаев И.И.* 1972. Фрэнсис Гальтон, 1822–1911. Л.: Наука. 134 с.
- Канаев И.И.* 1976. Жорж Кювье (1769–1832). Л.: Наука. 212 с.
- Канеп С.В.* 1965. Корреляционная структура черепа некоторых серых полевок // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: Ин-т биологии УрФ АН СССР. С. 229–235.
- Канеп С.В.* 1968. Эволюция корреляционных плеяд признаков черепа у мелких грызунов // Зоол. журн. Т. 47. № 9. С. 1378–1393.
- Канеп С.В.* 1970. Принцип коррелограмм // Журн. общ. биол. Т. 31. № 3. С. 276–287.
- Карпов В.П.* 1912. Шталь и Лейбниц // Вопросы философии и психологии. Кн. 114. С. 288–360.
- Карпов В.П.* 1940. Аристотель и античная эмбриология // Аристотель. О возникновении животных. М., Л.: АН СССР. С. 7–48.
- Кёлликер А.* 1864. Еще сомнения в теории Дарвина (*Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1864. XIV). Перевод К. Линдемана // Отечественные записки. № 9–10. С. 933–948.

254 Литература

- Кирпичников В.С.* 1935. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора (Гипотеза о косвенном отборе) // Биол. журн. Т. 4. № 5. С. 775–801.
- Кирпичников В.С.* 1940. Значение приспособительных модификаций в эволюции // Журн. общ. биол. Т. 1. № 1. С. 121–152.
- Кирпичников В.С.* 1944. О гипотезах наследственного закрепления модификаций // Успехи соврем. биол. Т. 18. Вып. 3. С. 314–339.
- Ковалёва В.Ю.* 2017. Блочно-модульная организация фенотипической изменчивости мелких млекопитающих. Диссертация на соискание учёной степени доктора биологических наук. Новосибирск. 388 с.
- Ковалёва В.Ю., Ефимов В.М., Литвинов Ю.Н.* 2010. Возрастная динамика направленной асимметрии билатеральных признаков в популяции полёвки-экономки (*Microtus oeconomus*, Rodentia, Cricetidae) Горного Алтая // Зоол. журн. Т. 89. № 9. С. 1139–1147.
- Козлов М.В.* 2017. Исследования флуктуирующей асимметрии растений в России: мифология и методология // Экология. № 1. С. 3–12.
- Колосова Л.Д.* 1973. К вопросу о дивергенции корреляционных плеяд (на примере 12 видов вероник) // Журн. общ. биол. Т. 34. № 1. С. 58–65.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В., Гунбин К.В.* 2004. Моделирование биологической эволюции: регуляторные генетические системы и кодирование сложности биологической организации // Вестн. ВОГиС. Т. 8. № 2. С. 86–99.
- Кольцов Н.К.* 1936. Организация клетки. М., Л.: Госиздат. 652 с.
- Кордюм В.А.* 1982. Эволюция и биосфера. Киев: Наук. думка. 264 с.
- Коржинский С.И.* 1899а. Гетерогенезис и эволюция (Предварительное сообщение) // Изв. Имп. Акад. Наук. Т. 10. № 3. С. 255–268.
- Коржинский С.И.* 1899б. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов // Зап. Имп. Акад. Наук. Т. 9. № 2. С. 1–94.
- Кузин Б.С.* 1992. О принципе поля в биологии // Вопросы философии. № 5. С. 148–164.
- Кузьмин А.В.* 1988. Количественная морфогения растений: Анализ корреляционных и факторных систем. Апатиты. 99 с.
- Кювье Ж.* 1937. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М., Л.: Биомедгиз. 368 с.
- Ламарк Ж.Б.* 1955. Избранные произведения. Т. 1. М.: АН СССР. 968 с.
- Ламарк Ж.Б.* 1959. Избранные произведения. Т. 2. М.: АН СССР. 895 с.
- Лейбниц Г.В.* 1982. Сочинения. Т. 1. М.: Мысль. 636 с.
- Лепинг А.А., Страхова Н.П.* (ред.). 1976. Немецко-русский словарь. М.: Рус. яз. 991 с.
- Лисеев И.К.* 2004. Системная познавательная модель и современная наука // Системный подход в современной науке. М.: Прогресс-Традиция. С. 69–80.

- Лосский Н.О.* 1922. Современный витализм. П.: Кооп. изд-во литераторов и учёных. 89 с.
- Лукин Е.И.* 1939. Дарвинизм и проблема закономерных географических изменений организмов // Успехи соврем. биол. Т. 11. № 2. С. 241–266.
- Лукин Е.И.* 1940. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М., Л.: АН СССР. 311 с.
- Лукин Е.И.* 1942. Приспособительные ненаследственные изменения организмов и их эволюционная судьба // Журн. общ. биол. Т. 3. № 4. С. 235–261.
- Любичев А.А.* 1925. О природе наследственных факторов // Изв. Биол. науч.-иссл. ин-та при Перм. ун-те. Т. 4. Прил. 1. 142 с.
- Любичев А.А., Гурвич А.Г.* 1998. Диалог о биополе. Ульяновск: Ульяновский гос. пед. ун-т. 208 с.
- Малиновский А.А.* 2000. Тектология. Теория систем. Теоретическая биология. М.: Эдиториал УРСС. 448 с.
- Мальбранш Н.* 1999. Разыскания истины. СПб.: Наука. 650 с.
- Марков М.А., Марков А.В.* 2011. Самоорганизация в онтогенезе многоклеточных: Опыт имитационного моделирования // Журн. общ. биол. Т. 72. № 5. С. 323–338.
- Матурана У., Варела Ф.* 2001. Древо познания. М.: Прогресс-Традиция. 224 с.
- Мейен С.В.* 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. Т. 39. № 4. С. 495–508.
- Мейстер Г.К.* 1934. Критический очерк основных понятий генетики. М., Л.: Госиздат. 204 с.
- Миклухо-Маклай К.В.* 1963. Применение биометрии в палеонтологии (Изучение ископаемых фораминифер) // Применение математических методов в биологии. Сб. 2. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. С. 118–123.
- Мирзоян Э.Н.* 2006. Этюды по истории теоретической биологии. М.: Наука. 371 с.
- Митина О.В., Михайловская И.Б.* 2001. Факторный анализ для психологов. М.: Психология. 169 с.
- Михайлов К.Е.* 2016. Морфогенез и экогенез в эволюции птиц: их нежестковость и её последствия // Рус. орнитол. журн. Т. 25. Вып. 1296. С. 2065–2084.
- Морган Л.* 1899. Привычка и инстинкт. СПб.: Изд. Ф. Павленкова. 315 с.
- Морган Т.Г.* 1924. Структурные основы наследственности. М., П.: Госиздат. 310 с.
- Морган Т.Г.* 1936. Экспериментальные основы эволюции. М., Л.: Госиздат. 250 с.
- Морган Т.Г.* 1937. Избранные работы по генетике. М., Л.: Сельхозгиз. 285 с.

256 Литература

- Музрукова Е.Б. 2002. Т.Х. Морган и генетика. Научная программа школы Т.Х. Моргана в контексте развития биологии XX столетия. М.: Грааль. 310 с.
- Нешатаев Ю.Н. 1969. Корреляционный анализ видового состава фитоценозов лесостепной дубравы «Лес на Ворскле» // Применение математических методов в биологии. Сб. 4. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. С. 99–105.
- Нидхэм Дж. 1947. История эмбриологии. М.: Госиздат. 342 с.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Лисовский А.А. 2008. Корреляционная структура щёчных зубов песца (*Alopex lagopus*) // Зоол. журн. Т. 87. № 7. С. 862–875.
- Поздняков А.А. 1994. Об индивидуальной природе видов // Журн. общ. биол. Т. 55. № 4–5. С. 389–397.
- Поздняков А.А. 2003. Морфотипическая изменчивость серых полевок (*Rodentia*, *Arvicolidae*, *Microtus*) в связи с температурными условиями среды // Успехи соврем. биол. Т. 123. № 2. С. 187–194.
- Поздняков А.А. 2004. Билатеральная асимметрия морфотипов жевательной поверхности коренных зубов полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pallas (*Rodentia*, *Arvicolidae*) // Успехи соврем. биол. Т. 124. № 4. С. 371–377.
- Поздняков А.А. 2007а. Онтологический статус таксонов с традиционной точки зрения // Линнеевский сборник / Сб. труд. Зоол. муз. МГУ. Т. 48. М.: Изд-во МГУ. С. 261–304.
- Поздняков А.А. 2007б. Структура морфотипической изменчивости серых полевок (*Microtus*: *Rodentia*, *Arvicolidae*) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // Успехи соврем. биол. Т. 127. № 4. С. 416–424.
- Поздняков А.А. 2011. Структура морфологической изменчивости (на примере морфотипов жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба серых полевок) // Журн. общ. биол. Т. 72. № 2. С. 127–139.
- Поздняков А.А. 2013. Понятие естественного отбора в дарвинизме и синтетической теории эволюции // Философия науки. № 1 (56). С. 93–106.
- Поздняков А.А. 2014. Метафора механизма в некоторых эволюционных концепциях // Философия науки. № 2 (61). С. 81–94.
- Поздняков А.А. 2015. Философские основания классической биологии: Механицизм в эволюционистике и систематике. М.: ЛЕНАНД. 298 с.
- Поздняков А.А. 2016. Теоретико-биологические представления Н.Я. Данилевского // *Lethaea rossica*. Т. 12. С. 33–46.
- Поздняков А.А. 2018а. Концептуальные основания и дисциплинарная структура науки о живом // *Biocosmology – Neo-Aristotelism*. V. 8. No 1. С. 41–73.

- Поздняков А.А. 2018б. Структуры мышления в науке о живом. Новосибирск: Гарамонд. 267 с.
- Поздняков А.А. 2018в. Философские основания классической биологии: Введение в органическую биологию. М.: ЛЕНАНД. 268 с.
- Поздняков А.А. 2019а. Мнемонические, инерционные и реляционная теории развития и наследственности // Рус. орнитол. журн. Т. 28. Вып. 1773. С. 2331–2365.
- Поздняков А.А. 2019б. Развитие и наследственность: три концепции // Рус. орнитол. журн. Т. 28. Вып. 1744. С. 1183–1223.
- Поздняков А.А. 2019в. Теория корреляционной системы как основа эпигенетической теории эволюции // Рус. орнитол. журн. Т. 28. Вып. 1816. С. 4051–4077.
- Поздняков А.А. 2019г. Эпигенетическая теория эволюции: предшествующие идеи, проблемы и перспективы // Рус. орнитол. журн. Т. 28. Вып. 1791. С. 3021–3059.
- Прибрам К. 1975. Языки мозга. М.: Прогресс. 464 с.
- Прушинская И.М., Большаков В.Н., Гилёва Э.А. 1984. Изменчивость корреляционной структуры черепа копытного лемминга // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 37–52.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Рос. энтомот. о-ва. Т. 73. С. 1–108.
- Раутиан А.С. 1993. О природе генотипа и наследственности // Журн. общ. биол. Т. 54. № 2. С. 131–148.
- Рахмангулов Р.С., Ишибирдин А.Р., Салтагарова А.С. 2014. Флуктуирующая асимметрия – показатель дестабилизации или поиск путей адаптивного морфогенеза? // Вестн. Башкир. ун-та. Т. 19. № 3. С. 831–834.
- Рейнке И. 1903. Сущность жизни // Сущность жизни. СПб.: Брокгауз-Ефрон. С. 3–128.
- Ростова Н.С. 1999. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae) // Бот. журн. Т. 84. № 11. С. 50–66.
- Ростова Н.С. 2002. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та. 308 с.
- Ружичка В. 1914. О наследственном веществе и механике наследственности // Новые идеи в биологии. Сб. 5. СПб.: Образование. С. 78–143.
- Рулье К.Ф. 1954. Избранные биологические произведения. М.: АН СССР. 688 с.
- Рыбцов С.Е., Дубравина Н.Б., Житомирский В.Г. 1976. Изучение «внутриплеядных» и «межплеядных» связей признаков на примере лесной куницы (*Martes martes uralensis* Kuznetsov) // Журн. общ. биол. Т. 37. № 4. С. 575–583.

258 Литуратура

- Сажрэ О., Ноден Ш., Мендель Г.* 1935. Избранные работы о растительных гибридах. М., Л.: Госиздат. 356 с.
- Сахаров П.П.* 1952. Наследование приобретаемых свойств. М.: Советская наука. 336 с.
- Светлов П.Г.* 1964. О целостном и элементаристическом методах в эмбриологии // *Арх. анат., гистол. эмбриол.* Т. 45. № 4. С. 3–26.
- Светлов П.Г.* 1978. Физиология (механика) развития. Т. 1. Л.: Наука. 279 с.
- Северцов А.С.* 1987. Основы теории эволюции. М.: Изд-во Моск. ун-та. 320 с.
- Северцова Е.А., Северцов А.С.* 2013. Критические периоды в постэмбриональном развитии остромордой лягушки (*R. arvalis*). Часть 3: Модульность или целостность развития // *Онтогенез.* Т. 44. № 5. С. 364–371.
- Симаков Ю.Г.* 2016. Фантомные биологические поля. М.: Авторская мастерская. 432 с.
- Синягин И.И., Пасхин Н.Ф., Чибисова О.И., Лебедева З.В., Саломе А.С.* 1971. Немецко-русский биологический словарь. М.: Сов. энциклопедия. 832 с.
- Смирнов Е.С.* 1923. О строении систематических категорий // *Рус. зоол. журн.* Т. 3. № 3–4. С. 358–391.
- Смирнов Е.С.* 1924. Анализ распределения и соотношения признаков в систематических категориях // *Изв. РАН. Сер. А.* № 2. С. 81–84.
- Смирнов Е.С.* 1937. Регуляции формы соцветия *Coriandrum sativum* L. (К вопросу о теории поля) // *Уч. зап. МГУ. Вып. 13.* С. 85–118.
- Соболев Д.Н.* 1914. Наброски по филогении гониатитов // *Изв. Варшав. политех. ин-та. Вып. 1.* С. 1–191.
- Стасюк А.И., Железнова Н.Б., Железнов А.В.* 2011. Корреляционный анализ некоторых видов амаранта (*Amaranthus* L.) // *Вавиловский журнал генетики и селекции.* Т. 15. С. 173–182.
- Судаков К.В.* 2002. Динамические стереотипы, или информационные отпечатки действительности. М.: ПЕР СЭ. 128 с.
- Суслов В.В., Колчанов Н.А.* 2009. Дарвиновская эволюция и регуляторные генетические системы // *Вестн. ВОГиС.* Т. 13. № 2. С. 410–439.
- Тахтаджян А.Л.* 2001. *Principia tectologica.* Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб.: Изд-во СПХФА. 121 с.
- Терентьев П.В.* 1959. Метод корреляционных плеяд // *Вестн. Ленинград. ун-та.* № 9. С. 137–141.
- Терентьев П.В.* 1960. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // *Применение математических методов в биологии. Сб. 1.* Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. С. 27–36.

- Тимирязев К.А.* 1938. Сочинения. Т. 5. М.: Сельхозгиз. 508 с.
- Тимирязев К.А.* 1942. Исторический метод в биологии. М., Л.: АН СССР. 256 с.
- Токин Б.П.* 1979. О биологическом «поле» // Методологические и теоретические проблемы биофизики. М.: Наука. С. 43–54.
- Трапезов О.В.* 2007. Гомологические ряды изменчивости окраски меха у американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) в условиях доместикации // Вестн. ВОГиС. Т. 11. № 3/4. С. 547–560.
- Трубачёв О.Н.* (ред.). 1992. Этимологический словарь славянских языков. Вып. 19. М.: Наука. 254 с.
- Трут Л.Н.* 2007. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Вестн. ВОГиС. Т. 11. № 2. С. 273–289.
- Трут Л.Н., Харламова А.В., Владимирова А.В., Гербек Ю.Э.* 2017. Об отборе лисиц на агрессивность и его коррелированных последствиях // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 21 № 4. С. 392–401.
- Уоддингтон К.Х.* 1944. Канализация развития и наследование приобретённых признаков // Успехи соврем. биол. Т. 18. Вып. 3. С. 393–396.
- Уоддингтон К.Х.* 1947. Организаторы и гены. М.: Гос. изд-во ин. литературы. 240 с.
- Урбах В.Ю.* 1975. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. М.: Медицина. 295 с.
- Фасмер М.* 1986. Этимологический словарь русского языка. Т. 2. М.: Прогресс. 672 с.
- Фасмер М.* 1987. Этимологический словарь русского языка. Т. 3. М.: Прогресс. 832 с.
- Филипченко Ю.А.* 1929. Изменчивость и методы её изучения. М., Л.: Госиздат. 275 с.
- Филипченко Ю.А.* 1977. Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М.: Наука. 227 с.
- Фриз Г.* 1932. Избранные произведения. М.: Госмедиздат. 147 с.
- Харман Г.* 1972. Современный факторный анализ. М.: Статистика. 486 с.
- Хесин Р.Б.* 1984. Непостоянство генома. М.: Наука. 472 с.
- Холодковский Н.А.* 1923. Биологические очерки. М., П.: Госиздат. 355 с.
- Хориков И.П., Малев М.Г.* 1980. Новогреческо-русский словарь. М.: Рус. яз. 856 с.
- Чайковский Ю.В.* 2006. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М.: Т-во науч. изд. КМК. 712 с.
- Черданцев В.Г.* 2003. Морфогенез и эволюция. М.: Т-во науч. изд. КМК. 360 с.
- Черных П.Я.* 1999а. Историко-этимологический словарь современного русского языка. Т. 1. М.: Рус. яз. 624 с.

260 Литература

- Черных П.Я.* 1999б. Историко-этимологический словарь современного русского языка. Т. 2. М.: Рус. яз. 560 с.
- Чечин М.Н.* 1965. Понятие природы в эволюционном учении Ж.-Б. Ламарка. Алма-Ата: Казахстан. 136 с.
- Шанский Н.М.* 1963. Этимологический словарь русского языка. Вып. 1. М.: Изд. Моск. ун-та. 196 с.
- Шанский Н.М.* (ред.). 1980. Этимологический словарь русского языка. Вып. 7. М.: Изд. Моск. ун-та. 146 с.
- Шанский Н.М.* (ред.). 1982. Этимологический словарь русского языка. Вып. 8. М.: Изд. Моск. ун-та. 470 с.
- Шаталкин А.И.* 2009. «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка: взгляд из XXI века. М.: Т-во науч. изд. КМК. 606 с.
- Шаталкин А.И.* 2012. Таксономия. Основания, принципы и правила. М.: Т-во науч. изд. КМК. 600 с.
- Шаталкин А.И.* 2015. Реляционные концепции наследственности и борьба вокруг них в XX столетии. М.: Т-во науч. изд. КМК. 433 с.
- Шаталкин А.И.* 2016. Политические мифы о советских биологах. О.Б. Лепешинская, Г.М. Бошьян, конформисты, ламаркисты и другие. М.: Т-во науч. изд. КМК. 433 с. 472 с.
- Шелдрейк Р.* 2005. Новая наука о жизни. М.: РИПОЛ классик. 352 с.
- Шишкин М.А.* 1981. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биол. Т. 42. № 1. С. 38–54.
- Шишкин М.А.* 1984а. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т. 15. № 2. С. 115–136.
- Шишкин М.А.* 1984б. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (еще раз об эволюционной роли модификаций) // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука. С. 196–216.
- Шишкин М.А.* 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука. С. 76–124.
- Шишкин М.А.* 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т. 37. № 3. С. 179–198.
- Шишкин М.А.* 2010. Эволюционная теория и научное мышление // Палеонтол. журн. № 6. С. 3–17.
- Шмальгаузен И.И.* 1940а. Возникновение и преобразование системы морфогенетических корреляций в процессе эволюции // Журн. общ. биол. Т. 1. № 3. С. 349–370.
- Шмальгаузен И.И.* 1940б. Пути и закономерности эволюционного процесса. М., Л.: АН СССР. 231 с.
- Шмальгаузен И.И.* 1941а. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции. I. Стабилизация форм и механизм стабилизирующего отбора // Журн. общ. биол. Т. 2. № 3. С. 307–330.

- Шмальгаузен И.И.* 1941б. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции. II. Значение стабилизирующего отбора в процессе эволюции // Журн. общ. биол. Т. 2. № 3. С. 331–354.
- Шмальгаузен И.И.* 1945. Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общ. биол. Т. 6. № 1. С. 3–25.
- Шмальгаузен И.И.* 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука. 451 с.
- Шмальгаузен И.И.* 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука. 383 с.
- Шмидт В.М.* 1963. Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубчатки *Odontites* Zinn. (сем. Scrophulariaceae) // Применение математических методов в биологии. Сб. 2. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. С. 81–89.
- Шмидт В.М.* 1964. Опыт анализа дивергенции корреляционных структур систематических категорий // Применение математических методов в биологии. Сб. 3. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. С. 61–69.
- Шмидт В.М.* 1969. Аллометрический рост органов растений // Применение математических методов в биологии. Сб. 4. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. С. 109–116.
- Шмидт В.М.* 1984. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. 288 с.
- Шрейбер В.К.* 2007. «Функция» и её категориальный кластер // Вестн. Челябин. гос. ун-та. № 17. С. 100–114.
- Шульц Е.А.* 1913. Организм, как творческий процесс // Новые идеи в биологии. Сб. 1. СПб.: Образование. С. 128–139.
- Шульц Е.А.* 1916. Организм, как творчество // Вопросы теории и психологии творчества. Т. 7. Харьков. С. 109–190.
- Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Фоминых М.А.* 2014. Модульный подход к изучению флуктуирующей асимметрии комплексных морфологических структур у грызунов на примере нижней челюсти рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) // Журн. общ. биол. Т. 75. № 5. С. 385–393.
- Ялковская Л.Э., Фоминых М.А., Мухачёва С.В., Давыдова Ю.А., Бородин А.В.* 2016. Флуктуирующая асимметрия краниальных структур грызунов в градиенте промышленного загрязнения // Экология. № 3. С. 213–220.
- Appel T.A.* 1987. The Cuvier–Geoffroy debate. French biology in the decades before Darwin. N. Y., Oxford: Oxford Univ. Press. 305 p.
- Armbruster W.S., Pélabon C., Bolstad G.H., Hansen T.F.* 2014. Integrated phenotypes: understanding trait covariation in plants and animals // Phil. Trans. R. Soc. B. V. 369: 20130245.

262 Литература

- Armbruster S., Pélabon C., Hansen T.F., Mulder C.P.H.* 2004. Floral integration, modularity, and accuracy: distinguishing complex adaptations from genetic constraints // Pigliucci M., Preston K. (eds). Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. Oxford: Univ. Press. P. 23–49.
- Atallah J., Dworkin I., Cheung U., Greene A., Ing B., Leung L., Larsen E.* 2004. The environmental and genetic regulation of obake expressivity: morphogenetic fields as evolvable systems // *Evol. Dev.* V. 6. P. 114–122.
- Badyaev A.V., Foresman K.R.* 2004. Evolution of morphological integration. I. Functional units channel stress-induced variation in shrew mandibles // *Am. Nat.* V. 163. P. 858–879.
- Baldwin J.M.* 1902. Development and evolution. L.: Macmillan & Co. 395 p.
- Beekes R.* 2010. Etymological dictionary of Greek. V. 1–2. Leiden: Brill. 1808 p.
- Bookstein F.L.* 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Univ. Press. 435 p.
- Butler S.* 1910. Unconscious memory. L.: A.C. Fifield. 186 p.
- Butler S.* 1911. Life and habit. N. Y.: E. P. Dutton & Co. 310 p.
- Camardi G.* 2001. Richard Owen, morphology and evolution // *J. Hist. Biol.* V. 34. P. 481–515.
- Chantraine P.* 1968. Dictionnaire étymologique de la langue grecque. Histoire des mots. P.: Klincksieck. 1368 p.
- Child C.M.* 1915. Individuality in organisms. Chicago: Univ. Press. 213 p.
- Child C.M.* 1941. Patterns and problems of development. Chicago: Univ. Press. 811 p.
- Churchill F.B.* 1974. William Johannsen and the Genotype concept // *J. Hist. Biol.* V. 7. P. 5–30.
- Clune J., Mouret J.B., Lipson H.* 2013. The evolutionary origins of modularity // *Proc R Soc B.* V. 280: 20122863.
- Connolly J.A., Oliver M.J., Beaulieu J.M., Knight C.A., Tomanek L., Moline M.A.* 2008. Correlated evolution of genome size and cell volume in diatoms (Bacillariophyceae) // *J. Phycol.* V. 44. P. 124–131.
- Cope E.D.* 1887. The origin of the fittest: essays on evolution. N. Y.: D. Appleton & Co. 467 p.
- Cuvier G.* 1800. Leçons d'anatomie comparée. P.: Baudouin. 521 p.
- Dall S.R.X., McNamara J.M., Leimar O.* 2015. Genes as cues: phenotypic integration of genetic and epigenetic information from a Darwinian perspective // *TREE.* V. 30. P. 327–333.
- Darwin Ch.* 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. 1st ed. L.: John Murray. 502 p.

- Darwin Ch.* 1860. Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei. 520 S.
- Darwin Ch.* 1862. De l'origine des espèces ou des lois du progrès chez les êtres organisés. P.: Guillaumin et Cie. 712 p.
- Davidson E.H.* 1993. Later embryogenesis: regulatory circuitry in morphogenetic fields // *Development*. V. 118. P. 665–690.
- Dryden I.L., Mardia K.V.* 1998. Statistical shape analysis. N. Y.: Wiley. 347 p.
- Eble G.J.* 2004. The macroevolution of phenotypic integration // *Pigliucci M., Preston K.* (eds). Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. Oxford: Univ. Press. P. 253–273.
- Eble G.J.* 2005. Morphological modularity and macroevolution: Conceptual and empirical aspects // *Modularity: Understanding the development and evolution of natural complex systems*. Cambridge: MIT Press. P. 221–238.
- Esteve-Altava B.* 2017. In search of morphological modules: a systematic review // *Biol. Rev.* V. 92. P. 1332–1347.
- Franklin R.E., Gosling R.G.* 1953. Molecular configuration in sodium thymonucleate // *Nature*. V. 171. No 4356. P. 740–741.
- Galton F.* 1889. Natural inheritance. L.: Macmillan and Co. 259 p.
- Gayon J.* 2000. History of the concept of allometry // *Am. Zool.* V. 40. P. 748–758.
- Gerber S.* 2013. On the relationship between the macroevolutionary trajectories of morphological integration and morphological disparity // *PLoS ONE*. V. 8(5): e63913.
- Gianoli E., Palacio-López K.* 2009. Phenotypic integration may constrain phenotypic plasticity in plants // *Oikos*. V. 118. P. 1924–1928.
- Gómez J.M., Perfectti F., Klingenberg C.P.* 2014. The role of pollinator diversity in the evolution of corolla-shape integration in a pollination-generalist plant clade // *Phil. Trans. R. Soc. B*. V. 369: 20130257.
- Gómez J.M., Torices R., Lorite J., Klingenberg C.P., Perfectti F.* 2016. The role of pollinators in the evolution of corolla shape variation, disparity and integration in a highly diversified plant family with a conserved floral bauplan // *Ann. Bot.* V. 117. P. 889–904.
- González A.V., Murúa M.M., Pérez F.* 2015. Floral integration and pollinator diversity in the generalized plant-pollinator system of *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae) // *Evol. Ecol.* V. 29. P. 63–75.
- Goswami A., Polly P.D.* 2010a. Methods for studying morphological integration and modularity // *Alroy J., Hunt G.* (eds). Quantitative methods in paleobiology. P. 213–243.
- Goswami A., Polly P.D.* 2010b. The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia) // *PLoS ONE*. V. 5(3): e9517.

- Goswami A., Smaers J.B., Soligo C., Polly P.D. 2014. The macroevolutionary consequences of phenotypic integration: from development to deep time // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 369: 20130254.
- Gould S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // *Biol. Rev.* V. 41. P. 587–640.
- Graham J.H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. 2010. Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications // *Symmetry.* V. 2. P. 466–540.
- Guidarelli G., Nicolosi P., Fusco G., de Francesco M.C., Loy A. 2014. Morphological variation and modularity in the mandible of three Mediterranean dolphin species // *It. J. Zool.* V. 81. P. 354–367.
- Gurwitsch A. 1915. On practical vitalism // *Am. Nat.* V. 49. P. 763–770.
- Haber A., Dworkin I. 2017. Disintegrating the fly: A mutational perspective on phenotypic integration and covariation // *Evolution.* V. 71. P. 66–80.
- Haeckel E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen.* Bd. 1. B.: Verlag von Georg Reimer. 574 S.
- Haeckel E. 1876. *Die Perigenesis der Plastidule.* B.: Verlag von Georg Reimer. 79 S.
- Hering E. 1897. *On memory and the specific energies of the nervous system.* Chicago: The Open Court Publishing Company. 50 p.
- Herrera C.M. 2001. Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? // *J. Evol. Biol.* V. 14. P. 574–584.
- Herrera C.M., Cerdá X., García M.B., Guitián J., Medrano M., Rey P.J., Sánchez-Lafuente A.M. 2002. Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus* // *J. Evol. Biol.* V. 15. P. 108–121.
- Herrera J. 2001. The variability of organs differentially involved in pollination, and correlations of traits in Genisteae (Leguminosae: Papilionoideae) // *Ann. Bot.* V. 88. P. 1027–1037.
- His W. 1874. *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung.* Leipzig: Verlag von F.C.W. Vogel. 224 S.
- Huxley J.S. 1932. *Problems of relative growth.* N. Y.: Dial Press. 276 p.
- Huxley J.S., Beer G.R. 1963. *The elements of experimental embryology.* N.Y., L.: Hafner Publishing Company. 514 p.
- Johannsen W. 1909. *Elemente der exakten Erblichkeitslehre.* Jena: Verlag von Gustav Fischer. 515 S.
- Johannsen W. 1911. The genotype conception of heredity // *Am. Nat.* V. 45. P. 129–159.
- Johnson S.D., Steiner K. 1997. Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae) // *Evolution.* V. 51. P. 45–53.
- Kammerer P. 1924. *The inheritance of acquired characteristics.* N. Y.: Boni and Liveright. 414 p.

- Kellner J.R., Alford R.A.* 2003. The ontogeny of fluctuating asymmetry // *Am. Nat.* V. 161. P. 931–947.
- Kladnik A.* 2015. Relationship of nuclear genome size, cell volume and nuclei volume in endosperm of *Sorghum bicolor* // *Acta Biol. Slov.* V. 58. No 2. P. 3–11.
- Klein E.* 1966. A comprehensive etymological dictionary of the English language. V. 1. Amsterdam: Elsevier. 853 p.
- Klenovšek T., Jojić V.* 2016. Modularity and cranial integration across ontogenetic stages in Martino's vole, *Dinaromys bogdanovi* // *Contributions to Zoology.* V. 85. P. 275–289.
- Klingenberg C.P.* 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses // *Evol. Develop.* V. 11 P. 405–421.
- Klingenberg C.P.* 2013. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data // *Hystrix.* V. 24. P. 43–58.
- Klingenberg C.P., Badyaev A.V., Sowry S.M., Beckwith N.J.* 2001. Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings // *Am. Nat.* V. 157. P. 11–23.
- Klingenberg C.P., Zaklan S.D.* 2000. Morphological integration between developmental compartments in the *Drosophila* wing // *Evolution.* V. 54. P. 1273–1285.
- Kluge F.* 2002. Etymologisches Wörterbuch der deutschen Sprache. B.: Walter de Gruyter. 1023 S.
- Knight C.A., Clancy R.B., Götzenberger L., Dann L., Beaulieu J.M.* 2010. On the relationship between pollen size and genome size // *J. Bot.* V. 2010. 7 p.
- Marroig G., Shirai L.T., Porto A., de Oliveira F.B., De Conto V.* 2009. The evolution of modularity in the mammalian skull. II. Evolutionary consequences // *Evol. Biol.* V. 36. P. 136–148.
- Martín-Serra A., Figueirido B., Pérez-Claros J.A., Palmqvist P.* 2014. Patterns of morphological integration in the appendicular skeleton of mammalian carnivores // *Evolution.* V. 69. P. 321–340.
- Maupertuis P.L.M.* 1768. Œuvres. T. 2. Lyon: Chez Jean-Marie Bruyset. 431 p.
- Merilä J., Björklund M.* 2004. Phenotypic integration as a constraint and adaptation // *Pigliucci M., Preston K.* (eds). Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. Oxford: Univ. Press. P. 107–129.
- Morgan C.L.* 1896. Habit and instinct. L.: Edward Arnold. 351 p.
- Murren C.J.* 2012. The integrated phenotype // *Integr. Comp. Biol.* V. 52. P. 64–76.
- Murren C.J., Pendleton N., Pigliucci M.* 2002. Evolution of phenotypic integration in *Brassica* (Brassicaceae) // *Am. J. Bot.* V. 89. P. 655–663.

266 Литуратура

- Nägeli C.* 1884. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München, Leipzig: Druck und Verlage von R. Oldenbourg. 822 S.
- Nicholson D.J.* 2013. Organisms \neq Machines // Stud. Hist. Philos. Sci. C. V. 44. P. 669–678.
- Olson E.C., Miller R.L.* 1958. Morphological integration. Chicago: Univ. Press. 355 p.
- Ordano M., Fornoni J., Boege K., Domínguez C.A.* 2008. The adaptive value of phenotypic floral integration // New Phytol. V. 179. P. 1183–1192.
- Owen R.* 1848. On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. L.: John van Voorst. 203 p.
- Palmer A.R., Strobeck C.* 1986. Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis and patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 17. P. 391–421.
- Parker G.H.* 1929. The metabolic gradient and its applications // Jour. Exp. Biol. V. 6. P. 412–426.
- Paz-García D.A., Aldana-Moreno A., Cabral-Tena R.A., García-De-León F.J., Hellberg M.E., Balart E.F.* 2015. Morphological variation and different branch modularity across contrasting flow conditions in dominant *Pocillopora* reef-building corals // Oecologia. V. 178. P. 207–218.
- Pérez-Barrales R., Simón-Porcar V.I., Santos-Gally R., Arroyo J.* 2014. Phenotypic integration in style dimorphic daffodils (*Narcissus*, Amaryllidaceae) with different pollinators // Phil. Trans. R. Soc. B. V. 369: 20130258.
- Pigliucci M.* 2003. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes // Ecology Letters. V. 6. P. 265–272.
- Porto A., de Oliveira F.B., Shirai L.T., De Conto V., Marroig G.* 2009. The evolution of modularity in the mammalian skull. I. Morphological integration patterns and magnitudes // Evol. Biol. V. 36. P. 118–135.
- Rehmann-Sutter C.* 2000. Biological organicism and the ethics of the human-nature relationship // Theory Biosci. V. 119. P. 334–354.
- Reiss M.J.* 1991. The allometry of growth and reproduction. Cambridge: Univ. Press. 182 p.
- Rignano E.* 1911. Upon the inheritance of acquired characters. Chicago: The Open Court Publishing Company. 413 p.
- Rignano E.* 1926. Biological memory. L.: Kegan Paul, Trench, Trubner & Co. 253 p.
- Robertis E.M. de, Morita E.A., Cho K.W.* 1991. Gradient fields and homeobox genes // Development. V. 112. P. 669–678.
- Ruiz-Mirazo K., Etxeberria K., Moreno A., Ibáñez J.* 2000. Organisms and their place in biology // Theory Biosci. V. 119. P. 43–67.
- Rupke N.A.* 1993. Richard Owen's vertebrate archetype // Isis. V. 84. P. 231–151.
- Russel E.S.* 1916. Form and function. L.: John Murray. 383 p.

- Sánchez-Lafuente A.M., Parra R.* 2009. Implications of a long-term, pollinator-mediated selection on floral traits in a generalist herb // *Ann. Bot.* V. 104. P. 689–701.
- Sattler R.* 1986. *Biophilosophy: analytic and holistic perspectives.* B.: Springer-Verlag. 281 p.
- Semon R.* 1909. *Die mnemischen Empfindungen in ihren Beziehungen zu den Originalempfindungen.* Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. 392 S.
- Semon R.* 1920. *Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens.* Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. 420 S.
- Shearer C.* 1930. A re-investigation of metabolic gradients // *Jour. Exp. Biol.* V. 7. P. 260–268.
- Simpson G.G.* 1953. The Baldwin effect // *Evolution.* V. 7. P. 110–117.
- Spencer H.* 1864. *The principles of biology.* V. 1. N. Y.: D. Appleton and Co. 475 p.
- Thompson D.W.* 1917. *On growth and form.* Cambridge: Univ. Press. 793 p.
- Tomašević N.K., Cvijanović M., Denoël M., Ivanović A.* 2017. Morphological integration and alternative life history strategies: a case study in a facultatively paedomorphic newt // *J. Exp. Zool. B (Mol. Dev. Evol.).* V. 328. P. 737–748.
- Valido A., Schaefer H.M., Jordano P.* 2011. Colour, design and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays // *J. Evol. Biol.* V. 24. P. 751–760.
- Vries H.* 1909. *The mutation theory.* V. 1. Chicago: The Open Court Publishing Company. 582 p.
- Vries H.* 1910a. *Intracellular pangenesis.* Chicago: The Open Court Publishing Company. 270 p.
- Vries H.* 1910b. *The mutation theory.* V. 2. Chicago: The Open Court Publishing Company. 683 p.
- Waddington C.H.* 1953. Genetic assimilation of an acquired character // *Evolution.* V. 7. No 6. P. 118–126.
- Waddington C.H.* 1957. *The strategy of the genes.* L.: George Allen & Unwin Ltd. 262 p.
- Wagner G.P.* 1996. Homologues, natural kinds and the evolution of modularity // *Am. Zool.* V. 36. P. 36–43.
- Walde A., Hofmann J.B.* 1938. *Lateinisches etymologisches Wörterbuch.* Bd. 1. Heidelberg: Carl Winter's Universitätsbuchhandlung. 872 S.
- Watson J.D., Crick F.H.C.* 1953. Molecular structure of nucleic acids // *Nature.* V. 171. No 4356. P. 737–738.
- Webster G., Goodwin B.* 1996. *Form and transformation: generative and regulative principles in biology.* Cambridge: Univ. Press. 287 p.
- Weismann A.* 1891. *Essays upon heredity and kindred biological problems.* V. 1. Oxford: Clarendon Press. 471 p.

268 Литература

- Weismann A.* 1893. The germ-plasm. A theory of heredity. N. Y.: Charles Scribner's Sons. 477 p.
- Weismann A.* 1904. The evolution theory. V. 2. L.: Edward Arnold. 405 p.
- Wilkins M.H.F., Stokes A.R., Wilson H.R.* 1953. Molecular structure of deoxyribose nucleic acids // *Nature*. V. 171. No 4356. P. 738–740.
- Winther R.G.* 2001. August Weismann on germ-plasm variation // *J. Hist. Biol.* V. 34. P. 517–555.
- Young R.L., Badyaev A.V.* 2006. Evolutionary persistence of phenotypic integration: influence of developmental and functional relationships on complex trait evolution // *Evolution*. V. 60. P. 1291–1299.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.* 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. L.: Elsevier Academic Press. 443 p.