

ISSN 1026-5627

Русский
орнитологический
журнал



2024
XXXIII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
2391
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Издаётся с 1992 года

Том XXXIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2024 № 2391

СОДЕРЖАНИЕ

-
- | | |
|---------|---|
| 611-638 | Филогенетическое мышление в современной биологии.
И. Я. ПАВЛИНОВ |
| 638-646 | Систематика – народная и научная.
А. П. РАСНИЦЫН |
| 646-654 | Два подхода к эволюции биосферы: физический
и информационный. В. Ф. ЛЕВЧЕНКО |
| 654-669 | Популяционная экология и прогрессивная эволюция.
А. С. СЕВЕРЦОВ |
| 669-671 | Происхождение многоклеточных животных: первичная
седентарность Metazoa и прогенетическое происхождение
Eumetazoa. В. В. МАЛАХОВ |
-

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXXIII

Express-issue

2024 № 2391

CONTENTS

- 611-638 Phylogenetic thinking in the modern biology.
I. Ya. PAVLINOV
- 638-646 Taxonomy – folk and scientific.
A. P. RASNITSYN
- 646-654 Two approaches to the evolution of biosphere: physical
and informational. V. F. LEVCHENKO
- 654-669 Population ecology and progressive evolution.
A. S. SEVERTSOV
- 669-671 The origin of metazoans: the primary sedimentation of Metazoa
and the progenetic origin of Eumetazoa. V. V. MALAKHOV
-

A. V. Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St. Petersburg University
St. Petersburg 199034 Russia

Филогенетическое мышление в современной биологии

И.Я.Павлинов

Игорь Яковлевич Павлинов. Зоологический музей, Московский
государственный университет им. М.В.Ломоносова, Москва, Россия

Второе издание. Первая публикация в 2007*

Я это мыслю —
следовательно, это существует
(парафраз на тему Декарта)

Современный этап развития филогенетики характеризуется повышенным вниманием к её онтологическим и эпистемологическим началам, формирующим ту познавательную ситуацию, в которой проводятся филогенетические реконструкции (Павлинов 2004, 2005а). В современной научной эпистемологии разработке этих начал придаётся особое значение, подчёркивается их влияние на результаты исследований (Ильин 2003). В самом общем случае это картина мира, в более частном — та или иная естественнонаучная теория или концепция, в которой задан объект исследования, будь то эволюция, биоценоз, вид и т.п. Одни из этих конструктов вводятся в начальные условия в форме аксиом, или постулатов, не подвергаемых сомнению: они составляют жёсткий каркас всей познавательной ситуации. В эволюционной биологии такова, например, «аксиома эволюции», обязывающая считать наблюдаемое разнообразие организмов результатом длительного процесса исторического развития. Другие принимаются в более мягкой форме презумпций, истинность которых не «абсолютна», но может быть проверена в ходе проводимого исследования. К их числу, например, относятся суждения о гомологии структур (Расницын 2002; Павлинов 2005б).

Одно из достижений неклассической эпистемологии состоит в осознании того, что тот или иной базовый теоретический конструкт принимается исследователем исходя в том числе из каких-то внутренних (ментальных) побуждений. Тем самым признаётся включённость субъекта-исследователя — точнее, его личностного знания (Полани 1985) — в познавательную ситуацию и, как следствие, неустранимое влияние «субъективного фактора» на результаты исследований. Всё это во второй половине XX столетия породило особый блок когнитивных наук, в которых главной темой стало изучение вклада названного фактора в развитие знаний об объективном мире. Весьма важное место в этом блоке заняла

* Павлинов И.Я. 2007. Филогенетическое мышление в современной биологии // *Журн. общ. биол.* 68, 1: 19-34

когнитивная психология, имеющая дело с ментальными особенностями личности исследователя, влияющими как на его выбор исходных теоретических конструкторов, так и на интерпретацию конкретных эмпирических данных (Андерсон 2002).

Одним из центральных понятий когнитивной психологии является когнитивный стиль (тип), или «*стиль мышления*», определённый как личностно-зависимый способ переработки информации об окружающем мире (Холодная 2004). Он тесно связан с мировоззренческой позицией учёного («идеалисты» и «материалисты»), с его отношением к теоретической и эмпирической составляющим знания («концептуалисты» и «натуралисты»), с характером восприятия объекта исследования («холисты» и «элементаристы», «функционалисты» и «структуралисты»). Причины приверженности исследователя к тому или иному стилю, вообще говоря, иррациональны. Тем важнее при анализе познавательных ситуаций, формируемых той или иной естественнонаучной дисциплиной, принимать во внимание существование этих стилей, разнообразие которых является одной из причин разнообразия и этих ситуаций.

Как видно из предыдущего, когнитивные стили могут быть самого разного уровня общности – от формирующих картину мира, принимаемую данным исследователем, до делающих предпочтительным тот или иной способ обработки эмпирических данных (например, применять количественные методы или нет). Они образуют сложно организованную иерархически-сетевую систему, выявить которую полностью пока ещё никому не удавалось. Поэтому когнитивные стили обычно присутствуют в познавательной ситуации в неявной, неосознанной форме.

В разделах биологии, имеющих дело с изучением структуры и причин формирования биологического разнообразия, стили мышления рассматривают достаточно давно, а в последнее время всё более активно. У многих на слуху *популяционное* мышление, выделенное Э.Майром в 1950-е годы в качестве альтернативы *типологическому* мышлению (Mayr 1959, 1988). Разумеется, названные стили сформировались задолго до этого: популяционное мышление Майр возводит к трудам Дарвина, а типологическое – к Кювье. Тем не менее именно во второй половине XX столетия каждый из этих стилей стал чуть ли не «фирменным знаком» соответствующих школ таксономической и эволюционной биологии и предметом оживлённого обсуждения (Hull 1990; O'Hara 1997). Впрочем, их значение простирается значительно дальше названных разделов биологии: по сути, они задают характер интерпретации исследуемых явлений и эмпирических данных едва ли не в любой биологической дисциплине.

В последнее время в таксономических и эволюционных исследованиях на первый план вышел филогенетический подход, потеснивший как базирующуюся на популяционном мышлении микросистематику,

так и типологию. Соответственно он потребовал известной перестройки способа восприятия и описания биологической реальности: сложился (точнее, возродился) когнитивный стиль, названный «tree thinking» (O’Hara 1997) или *филогенетическое мышление* (Павлинов 2004). Анализ его присутствия в разных разделах биологии показал, что он, как и два других вышеупомянутых стиля, связан не только с филогенетикой и систематикой, но и влияет на способы интерпретации данных в морфологии, биогеографии, экологии, этологии; в целом – на восприятие структуры биологического разнообразия (Павлинов 2005а).

В настоящей статье рассмотрены содержание и проявления филогенетического мышления, его влияние на характер исследований в разделах биологии, преимущественно связанных с систематикой и филогенетикой. Отдельно рассмотрены проблемы построения единого Древа жизни.

Чтобы это влияние и проблемы были более очевидными, прежде на ряде примеров рассмотрим, каким образом стили мышления вообще сказываются (чаще всего неосознанно) на исследовательской деятельности в разделах биологии, связанных с изучением разнообразия живого.

Неустрашимость стилей мышления: некоторые примеры

Весьма удачным примером рассмотрения стилей мышления достаточно общего порядка, актуальных в систематике и филогенетике, служит работа Г.Ю.Любарского (1996а), посвящённая классификации мировоззрений в таксономических исследованиях. Он убедительно показал, что многие расхождения между школами систематики могут быть в той или иной степени сведены к расхождениям стилей мышления и связанных с ними мировоззрений их приверженцев. В настоящем разделе я попробую дополнить изыскания названного автора некоторыми примерами, на которые редко обращают внимание в силу их «нереспектабельности».

Для всякого исследователя, работающего в рамках научной картины мира, основополагающим является естественнонаучное мышление. Оно обязывает объяснять материальный мир структурой причинно-следственных отношений, которые: а) принадлежат самому этому миру и б) выявляются доступными аналитическими средствами. Первое условие относится к области онтологии, второе – к области эпистемологии. Это второе условие составляет важнейшую часть рационального стиля мышления, который заставляет полагаться больше на доказательные доводы разума, чем на слепую веру.

Парадокс в том, что за этим расхожим тезисом, с помощью которого обычно проводят границу между научным знанием и прочими информационными пространствами, кроется ни что иное как вера. Вся рацио-

налистическая эпистемология зиждется на вере в метод — в то, что правильный метод порождает правильное знание. В этом состоит ключевая идея одного из крайних проявлений рационального стиля мышления — инструментализма.

Примечательно, что неосознанная вера в метод, как и всякая вера, имеет глубокую натурфилософскую подоплёку. Она восходит к убеждению античных философов в некоем изоморфизме познаваемой материи и познающего сознания; точнее — в изоморфизме движений материи и движений сознания (Ахутин 1988). Движения сознания — суть мысли, которые организованы согласно определённым правилам, составляющим метод (в широком смысле) познания. Соответственно задача методологии состоит в разработке таких «правильных» методов, которые гарантировали бы выполнение указанного изоморфизма, то есть обеспечивали бы получение истинного знания. Эту задачу активно решала средневековая схоластика, заложившая основы научной рациональности, а с ней — и всей европейской науки (Свасьян 2002; Гайденок 2003). В частности, именно в недрах схоластики был сформулирован пресловутый принцип экономии мышления, обязывающий «не умножать сущности сверх необходимого».

Вера в «правильный» метод составляет основу того, что можно (с некоторой натяжкой) назвать схоластическим мышлением. Оно настолько плотно встроено в научный рационализм, что чаще всего современный исследователь (в том числе биолог-систематик) не замечает этого и не воспринимает свою деятельность как следование схоластической традиции. В результате исследователь перестаёт критически воспринимать сам метод и своё отношение к нему, подчиняет свою работу его диктату, становится как бы его «рабом». А как иначе расценивать, например, утверждение, выработанное в нумерической таксономии, что метод тем эффективнее, чем более он обоснован математически (Abbott *et al.* 1983)? Очевидно, здесь утрачивается внимание к биологической сути решаемых задач, всё отдано на откуп методу: у схоластически мыслящего специалиста по построению древовидных схем форма знания начинает превалировать над его содержанием.

Среди методов, разработанных схоластикой, не последнее место занимает иерархический классификационный алгоритм, в основу которого положена логическая родовидовая схема описания разнообразия. Она является строго формальной и потому вполне универсальной, применимой к классификации любых объектов. В рамках классической научной рациональности это делает её особо привлекательной (Воронин 1985). Но с точки зрения неклассической эпистемологии формальный характер названной схемы является недостатком; поэтому в последнее время она подвергается критике (Ereshefsky 2001; Павлинов 2006).

В этой схеме одним из ключевых является принцип единого основания деления, согласно которому вся родовидовая классификация, начиная с высших родов и кончая видами (в логическом смысле) должна выстраиваться по единому признаку. Дарвиновская идея дивергентной эволюции поставила под сомнение естественнонаучную состоятельность данного принципа. Согласно этим воззрениям, становление разнообразия видов в пределах рода (понимаемых биологически) может быть связано с появлением разных эволюционных инноваций, олицетворённых разными диагностическими признаками. Например, виды рода серых полёвок *Microtus* различаются строением зубов, осевого черепа, кариотипом: каждый из этих признаков даёт особую комбинацию видов, а вместе они позволяют построить единую филогенетическую систему. То же самое, очевидно, верно в отношении родов в пределах семейства, семейств – в пределах отряда и т.д.

Новейшие разработки в систематике филогенетического толка в какой-то мере возрождают схоластический принцип, причём это проявляется на всех уровнях таксономической иерархии. Действительно, молекулярная филогенетика единственным (или во всяком случае преимущественным) основанием для построения Естественной системы (в форме Древа жизни, о нём речь ниже) объявляет информационные макромолекулы. Формальным оправданием для этого служит то обстоятельство, что прокариотные и эукариотные организмы могут быть непосредственно сопоставлены и соотнесены в единой системе только таким образом. Однако последнее, строго говоря, вовсе не обязывает и систему эукариот строить на этом же едином основании: данное условие вытекает лишь из вышеназванного схоластического принципа. Он же диктует и единое правило ранжирования таксонов самых высоких рангов – от империй и царств до типов – на основании биохимических данных (Кусакин, Дроздов 1994; Cracraft, Donoghue 2004). Логика достаточно примитивна: если «хорошие» царства (животные, растения) разделяются по такого рода признакам, то и в других группах соответствующие различия тоже принимаются как основание для выделения таксонов такого же высокого ранга. При этом не учитывается эволюционная специфика групп: в частности, то обстоятельство, что на прокариотном уровне организации шли «эксперименты» по поиску наиболее пригодных вариантов обмена веществ (Шопф 1981), так что эти различия, возможно, не столь уж и значимы. Нечто подобное применяется и на более низких уровнях иерархии: разрабатывается некая шкала различий по отдельным молекулярным маркерам, на основании которой устанавливаются ранги таксонов. Чтобы наполнить названную шкалу филогенетическим содержанием и отделить нумерическую филетику от фенетики, эти различия на основании концепции молекулярных часов (в последнее время критикуемой, см.: Ayala 1999; Bromham, Penny 2003) рассматривают как

показатель времени эволюционной дивергенции (Nei, Kumar 2000). Тем самым фактически возрождается некогда забракованная идея Хеннига (Hennig 1950), призывавшего ранжировать таксоны по абсолютному (геологическому) времени их возникновения. Во всей этой унификации явно просматривается схоластика, убивающая идею биологической специфики таксонов (Скворцов 2005).

Антиподом инструментализма, основанного на схоластическом стиле мышления и уповающего на унифицированный строго формализованный метод, можно считать натурализм, в основе которого лежит интуиция. Он означает холистическое восприятие реальности, которая «схватывается» и «постигается» как целое, неразложимое на части без утраты чего-то существенного и потому не поддающееся формализованному анализу. Такой натуралистический взгляд на мир совершенно необходим естествоиспытателю, иначе познаваемый им мир распадается на мало связанные между собой фрагменты. Но, с другой стороны, пренебрежение аналитикой приводит к абсолютизации своего видения мира: индивидуальные впечатления и переживания становятся частью исследовательской модели изучаемого объекта, «вдумываются» в саму реальность, отождествляются с нею, как бы становятся её частью (Зуев 2002; Найдыш 2004). В результате, если натуралистическое мироощущение не уравновешивается рациональным стилем мышления, научное исследование в той или иной мере обращается в мифотворчество (Пузаченко, Пузаченко 1996).

Вообще говоря, *мифологический* стиль мышления, нередко противопоставляемый естественнонаучному, в той или иной мере всегда присущ исследователю, хотя и неосознанно. Так, выше было отмечено, что схоластический стиль сформировался как «надстройка» над представлением об изоморфизме между движениями познаваемого мира и познающего сознания. Это представление мифологично по самой своей сути: мысль о вещи как бы отождествляется с самой вещью (Лосев 1991). Поэтому без особой натяжки можно утверждать, что вера в правильный метод, порождённый дискурсивным рассудком и способный *par excellence* дать правильное знание, – ни что иное как мифологема инструментализма.

Причина устойчивости мифологического стиля мышления в естественнонаучной познавательной деятельности в том, что на высоких уровнях общности доводы *ratio* оказываются недостаточными. Базовые обобщения не выводятся напрямую из эмпирических фактов, а представляют собой завуалированные «символы веры», ради научной респектабельности представляемые в форме аксиом (Капра 1994; Бунге 2003). Последнее, в частности, относится к идее глобального эволюционизма, выраженной известным афоризмом «мир – не бытие, а становление» (Пригожин, Стенгерс 1986). Ее основу составляет более чем актуальное для

биологов *эволюционное* мышление, относящееся к уровню мировоззренческих. Эта идея непосредственно не вытекает из наблюдений над живыми существами, а тем более над косной материей: она столь же первична, как и идеи божественного творения или «стационарного» мира (Французова 1972; Торчинов 2005).

Ненаблюдаемость эволюции как предмета исследования приводит к тому, что мифологический и схоластический стили мышления в эволюционной биологии оказываются связанными между собой не только «античной пуповиной», но и повседневной деятельностью. Действительно, коль скоро историческое развитие не дано нам в ощущениях, у нас нет никаких прямых способов установления его действительного хода. В такой ситуации концептуалисты разрабатывают общие эволюционные модели, в которых дедуктивно выводят свойства филогенеза, а исходя из «знания» этих свойств – методы филогенетических реконструкций. Приблизительно так в современную филогенетику был введён кладистический анализ (Павлинов 1990, 2004). Сторонники инструментализма, не склонные к такого рода «мифотворчеству», уповают на некий «правильный» метод, который даёт схемы, считающиеся филогенетически правдоподобными с точки зрения формальных критериев.

Проблема здесь в том, что такие критерии недостаточны для оценки того, насколько «истинной» оказалась та или иная реконструкция филогенеза. Очевидно, что «правильность» всякого метода – это *prima facie* его состоятельность, то есть способность эффективно решать конкретную исследовательскую задачу. Эта последняя формулируется в рамках некоторой содержательно осмысленной познавательной ситуации; очевидно, что эффективность метода, его пригодность для решения данной задачи может быть корректно оценена только в рамках этой ситуации. Это значит, что основанием для оценки состоятельности метода в конечном счёте служит та базовая содержательная модель, без которой не существует исследовательской задачи. Названная модель, как видно из всего предыдущего, вырабатывается в том числе на основе определённого стиля мышления: функционалист и структуралист видят и изучают живое по-разному. Поэтому филогенетик (если он не является «рабом метода») оценивает состоятельность методов исходя не в последнюю очередь из своих интуитивных представлений о том, что такое филогенез и как его надлежит реконструировать. А эти представления составляют *филогенетическое* мышление.

Филогенетическое мышление

Как отмечено выше, эволюционное мышление составляет основу той мировоззренческой позиции, согласно которой мир – не бытие, а становление. Его важной частью является мышление *филогенетическое*, содержание которого зависит от того, как понимаются процессы эволюции

и филогенеза. Если они отождествляются, что свойственно классическим подходам (Парамонов 1967; Северцов 1987), то, очевидно, оба названных стиля можно считать чуть ли не совпадающими. Однако если считать филогенез феноменологическим аспектом эволюционного развития, то есть историей в узком смысле (Павлинов 2004, 2005а), тогда имеет смысл различать и эти стили. «Нефилогенетический остаток» в эволюционном мышлении будет соответствовать тем механизмам, которые обеспечивают «подгонку» организмов под условия существования (см. далее о двух категориях причин), в него входят и разного рода нейтралистские концепции.

Как всякий стиль мышления, филогенетический является частью личностного «знания» о филогенезе – скорее, некоего общего представления, ощущения о том, что такое филогенез. Как видно из предыдущего раздела, это мышление вполне мифологично в той мере, в какой идея эволюции (тем самым и филогенеза) не выводима непосредственно из фактов, а «домысливается», «вдумывается» в объективную реальность. Это тем более очевидно, если принять во внимание, что представления об историческом развитии живого, а с ними и филогенетическое мышление, сформировались на основе того натурфилософского мировоззрения, в котором биота уподоблена сверхорганизму, а историческое развитие – индивидуальному (Павлинов 2004, 2005а). Во всяком случае, мне кажется далеко неслучайным появление у Э.Геккеля (1908) понятия «генеалогического индивида».

Эта последняя метафора очень важна для понимания сути филогенетического мышления. Точно так же, как индивидуальное развитие организма несводимо к процессам, протекающим на клеточном уровне, историческое развитие биоты несводимо к популяционным процессам. Таким образом, прибегая к популярному делению эволюции на «микроэволюцию» и «макроэволюцию», можно утверждать, что филогенетическое мышление в основном связано с интересом к макроэволюционным тенденциям. Именно это, как мне думается, составляет одну из характерных черт данного стиля, в отличие от популяционного (см. далее).

Разумеется, современная филогенетика существенно отличается от своей классической предшественницы. В ней весьма заметно влияние предшествующего этапа развития эволюционной биологии с её концентрацией внимания на микроэволюционных процессах, равно как и присутствие высоко формализованных технических процедур. Поэтому она не столь откровенна в своих натурфилософских началах, как в XIX столетии. В частности, аналитический характер новейших исследований приводит к тому, что содержание филогенетических реконструкций сводится к построению кладограмм, иллюстрирующих лишь один из аспектов филогенеза. Тем не менее представление о филогенезе как об одном из аспектов развития биоты как целостной системы я считаю по-преж-

нему актуальным. С этой точки зрения те «голые» кладограммы, которыми изобилуют современные публикации, — отнюдь не конечный результат филогенетических реконструкций, а скорее материал для дальнейших интерпретаций, содержательный контекст которых формируется при участии филогенетического мышления.

Формирование последнего как в классической версии, так и в рамках «новой» филогенетики тесно связано с развитием систематики (O’Hara 1997; Павлинов 2004, 2005a). Её основное содержание составляют отношения между организмами, группируемыми в таксоны разного ранга. В филогенетике ключевой метафорой, служащей для графического представления этих отношений, является филогенетическое дерево. На этом основании О’Хара, как было отмечено выше, назвал соответствующий стиль «tree thinking», противопоставив его «group thinking», подразумевая под ним типологический подход.

Утверждается, что стиль «tree thinking» сложился в рамках таксономической доктрины Дарвина-Геккеля во второй половине XIX столетия (O’Hara 1997; Cracraft, Donoghue 2004), но это вряд ли соответствует действительности. На самом деле метафора «дерева», отражающая, как можно полагать, соответствующий стиль мышления, имеет очень давнюю историю: она уходит в глубь схоластики, откуда и унаследована биологической систематикой. Действительно, олицетворением иерархической родовидовой схемы классифицирования служило известное «дерево Порфирия», датируемое III веком н.э. и выражающее вышеупомянутую родовидовую схему классифицирования. В самой систематике древовидные схемы впервые появились в XVI веке, их первую эволюционную интерпретацию предложил Ламарк в «Философии зоологии» за полвека до Дарвина (Panchen 1992).

Из этого видно, что, если придерживаться буквального толкования термина О’Хары, речь идёт лишь о некоторой форме представления отношений между организмами в таксономической системе, сложившейся задолго до эволюционной идеи. Поэтому понятие филогенетического мышления мне представляется более содержательным и потому предпочтительным. В лучшем случае «tree thinking» можно считать составной частью, операционализацией последнего, причём применительно лишь к одной из форм представления филогенеза. Действительно, в некоторых его концепциях речь идёт не о «дереве», а о «кусте» или вовсе о параллельных филетических линиях, то есть о «филогенетическом газоне» (например, Берг 1977; Раутиан 1988). Такая форма представления филогенеза более всего соответствует пониманию исторического развития как направленного процесса — ортогенеза, номогенеза, филокреода. О’Хара в уже упоминавшейся работе обозначил его как «developmental thinking»: русским эквивалентом здесь может быть эпигенетическое мышление (термин заимствован из одноименной концепции эволюции,

см.: Шишкин 1988; Гродницкий 2001). Если его считать дополнительным «tree thinking», то русским эквивалентом последнего может быть «дивергентное мышление»; А.П.Расницын предложил для него термин «генеалогическое мышление», что возможно, адекватно отражает его по крайней мере современное классификационное содержание. Важно подчеркнуть, что в принятом здесь понимании всё это – просто разные проявления филогенетического мышления, его частные трактовки.

Из вышеизложенного следует, что филогенетический стиль мышления (в отличие от преимущественно классификационного «tree thinking») предусматривает обязательное оперирование историческими категориями при рассмотрении разнообразия организмов. В этом его принципиальное значение: недаром О'Хара провозгласил, что в нынешнюю биологическую систематику вернулась муза истории Клио (O'Hara 1988). Понимание этого принципиально для формирования корректного способа рассмотрения разнообразия, в котором обычно выделяют два аспекта – синхронный и диахронный. Первому соответствует сравнительный метод исследования, второму – исторический или историко-генетический (Лооне 1980). Абсолютизация первого из них (Раутиан 2003) означает игнорирование другого: более актуален комплексный сравнительно-исторический метод, в котором синхронный и диахронный аспекты рассмотрения одинаково значимы, взаимопроникают (Funk, Brooks 1990; Павлинов 2005а).

Два только что названных аспекта приблизительно соответствуют двум базовым категориям причин, которые структурируют биоту, в совокупности приводя к разнообразию организмов. Действующие причины трактуются как результат приспособления данных организмов к данным условиям среды. Начальные причины – это историческая преемственность: организмы наделены свойствами, которые были выработаны их предками применительно к «своим» условиям существования. Очевидно, при объяснении биологического разнообразия как результата длительной эволюции необходимо рассматривать не только действующие, но и начальные причины его формирования. Именно в акцентировании внимания на второй категории причин – суть филогенетического мышления, как я его понимаю. В этом его отличие как от более широкого эволюционного стиля, вместе с начальными обязывающего рассматривать и действующие причины, так и от более узкого стиля «tree thinking», по сути формального.

Эта суть выражена блестящим афоризмом: всякая развивающаяся система есть «жертва» своей истории (Brooks, Wiley 1986; Павлинов, 2005а). Она соответствует той общей эволюционной модели, которую разрабатывает синергетика (Баранцев 2003; Павлинов 2005а): вероятность выбора развивающейся системой своего последующего состояния в той или иной мере определяется вероятностью выбора предыдущих состоя-

ний. Чем длиннее цепочка предыдущих состояний, влияющих на данное, и чем сильнее их влияние, тем более жёстко детерминирован процесс исторического развития, тем больше вклад начальных причин в итоговое разнообразие организмов. Это делает всякую каузальную модель исследуемого фрагмента биологического разнообразия неравновесной (например, концепция ортогенеза). В противоположном случае, когда такая зависимость не предполагается, развитие описывается равновесными моделями (вроде концепций нейтральной эволюции, оптимального фенотипа).

С определённой точки зрения модели второй категории допустимо считать эволюционными, коль скоро они рассматривают временные цепочки превращений одних видов в другие. Во многих методах численной филогении так и делается: равновесные (стохастические) модели служат основой для разработки методов, с помощью которых получают схемы, интерпретируемые как филогенетические (Nei, Kumar 2000; Felsenstein 2003). Однако их равновесный характер означает, что преемственность в развитии не принимается во внимание: по сути, это означает неявное игнорирование если не самой истории, то исторических причин. Иными словами, в таких исследованиях признание филогенеза носит формальный характер, филогенетическое мышление изначально не включено в познавательную ситуацию (впрочем, «tree thinking», очевидно, присутствует, коль строятся деревья).

Акцентирование внимания на начальных причинах позволяет чётко указать отличие филогенетического мышления от популяционного, составлявшего одну из основ до недавнего времени доминировавшей эволюционной концепции. Ключевая идея второго из названных стилей — в признании равноценности организмов как представителей данного вида или популяции (Mayr 1959). В таком качестве этот стиль был противопоставлен типологическому, согласно которому истинным представителем вида служит его «тип», реальный или воображаемый, а индивидуальные варианты являются лишь «уклонениями» от него. Как мне кажется, в исходной трактовке Майра популяционное мышление само по себе вообще не предполагает никакой эволюционной идеи: оно просто «встроено» в последнюю в соответствии с центральной догмой дарвинизма — концепцией естественного отбора индивидуальных вариантов. Разумеется, в таком качестве этот стиль сыграл важную роль в формировании микроэволюционной доктрины, микросистематики, да и всей популяционной биологии. В рамках же макроэволюционной концепции он оказался малоэффективным: историческое развитие считается просто суммой следующих один за другим событий на популяционном уровне (Яблоков, Юсуфов 1981).

В филогенетике область «пересечения» филогенетического и популяционного стилей мышления, как мне представляется, задана трак-

товкой вида как ключевого субъекта биологической эволюции. Согласно этому, формированием нового вида завершается микроэволюционная стадия и начинается макроэволюционная. На этом основании в филогенетику и систематику была введена концепция монофилии, позволяющая трактовать структуру таксономического разнообразия как иерархию монофилетических групп разного ранга (Eldredge, Cracraft 1980; Brooks, Wiley 1986; Павлинов 2001, 2005a).

На операциональном уровне, то есть при сравнении выборок, популяционному мышлению соответствует *фенетическое*, как и оно, противопоставленное типологическому. В данном случае суть состоит в том, что не только отдельные экземпляры выборки, но и их признаки воспринимаются как эквивалентные, дающие одинаковый вклад в общую структуру сходственных отношений. Здесь важно подчеркнуть, что этот стиль мышления вполне совместим с «tree thinking», входящим в познавательную ситуацию «новой» филогенетики. Именно на основе её количественных методов, по своему «духу» фенетических, в настоящее время чаще всего строятся молекулярно-филогенетические версии Древа жизни (см. далее раздел о нём).

Эволюционная доктрина, заменив стационарную картину мира динамической, казалось бы, «отменила» типологию как часть онтологического базиса естествознания, оставив за ней лишь роль методологии. Однако в классической филогенетике типологическое мышление занимает большое место, будучи «встроенным» в филогенетическое. Его влияние особенно заметно в тех школах, где исторический процесс рассматривается исключительно на макроуровне и концепции монофилии не придаётся столь важного значения. Причина в том, что на начальном этапе своего развития филогенетика представляла собой по сути «эволюционно интерпретированную типологию», восприняв из последней многие ключевые понятия и просто дав им свою интерпретацию (Павлинов 2004, 2005a). В частности, историческое развитие организмов воспринималось как закономерное преобразование планов строения (архетипов). Это давало повод сторонникам конструктивной («идеалистической») морфологии обвинять филогенетиков в том, что они являются «скрытыми типологами», поскольку в их реконструкциях типологический анализ предшествует филогенетическому (например, Naef 1931; Беклемишев, 1994). В «новой» филогенетике указанный элемент типологического мышления вытеснен фенетическим: оно не предполагает выявления существенных признаков, которые характеризуют архетип.

Филогенетическое мышление едва ли однородно, что отражено в разнообразии концепций филогенеза. Если это разнообразие упорядочить по градиенту «редукционизм-холизм», то получается следующая картина. Со стороны редукционизма филогенетическое мышление образует некий конгломерат с популяционным стилем, акцентируя внимание на

микроэволюционных аспектах исторического развития. Это проявляется в популярных в генофилетике (= филогеномике) равновесных моделях, описывающих эволюцию в терминах преобразования генных частот (Felsenstein 2003). Продуктом этого конгломерата можно считать филогеографию, изучающую микрофилогенезы на основе анализа преимущественно всё тех же генных частот (Avice 2000). Со стороны холизма сильно влияние типологического (эпигенетического) мышления с его восходящим к Ж.Кювье принципом корреляции частей и целостным восприятием организмов (Шмальгаузен 1942). Где-то между ними остаётся «фрагмент» филогенетического мышления, свободный и от популяционизма, и от типологии в их чистом виде: это кладистика. И я не вижу оснований, почему бы этот «фрагмент» не обозначить как *кладистическое* мышление: оно «узко» трактует монофилию (вид – предок таксона любого ранга) и свободно от рассмотрения как упорядоченных трендов, так и процессов, протекающих на уровне популяций.

Различия между этими «фрагментами» заметны на операциональном уровне, когда филогенетическое мышление сводится к «tree thinking». Тяготеющая к популяционному мышлению генофилетика нередко представляет результаты своих реконструкций в виде формальных неориентированных деревьев, соответствующих исходным равновесным моделям (Cavalli-Sforza, Edwards 1967). Для классической филогенетики типологического толка характерны живописные (вполне «барочные») деревья, отражающие представления об эволюционном прогрессе (см. Amundsen 2002). Наконец, символом кладистики является кладограмма – стилизованное дерево (в отличие от «классического») с изначально фиксированным (в отличие от «молекулярного») основанием.

Проявления

Как подметил М.Гизлин, признавать эволюцию – вовсе не означает быть непременно эволюционистом (Ghiselin 1997). Это действительно так: чтобы *быть* эволюционистом, необходимо воспринимать объект исследования в качестве «участника» эволюционного процесса и это восприятие делать частью познавательной ситуации. То же можно сказать и про филогенетическое мышление: признавать филогенез и быть филогенетиком – вовсе не одно и то же. Исследователь владеет филогенетическим мышлением в той мере, в какой он видит в исследуемом организме или совокупности организмов следы прошлого, предыстории. Владеть филогенетическим мышлением – значит, изначально включать исторические причины в структуру причинно-следственных отношений при объяснении разнообразия организмов. С этой точки зрения, как отмечено в предыдущем разделе, в некоторых современных якобы «филогенетических» реконструкциях филогенетическое мышление, по сути, отсутствует.

В преобладавших до недавнего времени исследованиях эволюции последняя рассматривалась на основе популяционной концепции. Соответственно историческим причинам не придавалось особого значения, реконструкции проводили (и посейчас проводят) на основе равновесных моделей, где объект (организм, вид) лишён «исторической памяти». Однако в последнее время в эволюционных исследованиях всё более возрождается представление, разработанное эпигенетической эволюционной концепцией, что строение и образ жизни организмов могут быть обусловлены особенностями не только их среды обитания, но и их предысторией, то есть не только действующими, но и начальными причинами. Иными словами (см. выше), некоторое специфическое свойство организмов может быть не результатом их *собственных* приспособлений, а *унаследовано* от общего для них (возможно, отдалённого) предка: то есть это свойство – не *адаптация*, а *экс-аптация*.

Хорошим примером может служить формирование ходильных конечностей у наземных животных. Они присутствуют всегда (исключая случаи вторичной утраты), что объясняется биомеханически: это объяснение означает обращение к действующим причинам. Но они едва ли объясняют, почему у паукообразных исходно 8 ходильных конечностей, у насекомых – 6, а у позвоночных их 4. По всей вероятности, эти различия связаны не с особенностями среды обитания первых сухопутных представителей названных групп, а с какими-то особенностями морфологической организации их предков. Эти вторые особенности и есть тот «исторический груз», без учёта которого анализ причин разнообразия организмов будет не только неполным, но и порой вводящим в заблуждение: действующие причины могут привлекаться там, где на самом деле актуальны начальные.

Информацию о филогенезе организмов, содержащуюся в структуре их разнообразия, принято обозначать как *филогенетический сигнал* (Hillis 1987; Павлинов 2005а). Он присутствует почти всегда (что, собственно, и позволяет реконструировать историю), но в разных структурах в разной степени. Исследования, так или иначе связанные с историческими реконструкциями, можно свести к выявлению и анализу филогенетического сигнала. И наоборот, в исследованиях *ad hoc* адаптаций, то есть связанных с выявлением адаптивного сигнала, присутствие филогенетического сигнала не позволяет выявить истинную картину приспособительной эволюции: соответственно, он должен быть исключён.

Спектр разделов биологии, в которых так или иначе анализируется или хотя бы принимается во внимание филогенетический сигнал и проявляется филогенетическое мышление, достаточно широк. Это прежде всего систематика филогенетического толка и эволюционика; сюда относятся также некоторые разделы биогеографии, морфологии, экологии, этологии. Ниже они рассмотрены в самом кратком виде.

Тесная связь филогенетического мышления (или по крайней мере «tree thinking») с систематикой существовала начиная с середины XIX века, когда Ч.Дарвин провозгласил, что Естественная система должна быть генеалогической. Эту идею реализовала филогенетическая (в широком смысле) систематика, для которой содержательной основой стали представления о филогенезе. Руководящим стал принцип филогенетического единства, который утверждает следующее: для того, чтобы система таксонов была филогенетически состоятельной, необходимо и достаточно, чтобы для этих таксонов было показано единство происхождения, общность свойств и общность тенденций эволюционного развития (Павлинов 2005а). Значение этой таксономической доктрины несколько снизилось в первой половине XX века, в пору доминирования ориентированной на популяционное мышление «новой» (впрочем, ныне уже морально устаревшей) систематики (Майр 1971). В последней трети XX столетия филогенетическое направление вернуло себе ведущие позиции вплоть до некорректного отождествления филогенетики и систематики (Wiley 1981).

Наиболее важные подвижки в таксономической доктрине, связанные с филогенетическим мышлением, вызваны тем, что оно стимулировало активное обсуждение онтологического статуса таксонов. В схоластике была принята теоретико-множественная его трактовка; в XIX столетии на этой основе была сформирована концепция «естественного рода». Такую трактовку принимают типологи, для которых таксоны – это классы, выделяемые систематиками в зависимости от того, что они считают существенными (классообразующими) признаками. Сходным образом по крайней мере надвидовые таксоны воспринимаются и в «новой» систематике (впрочем, ради справедливости следует заметить, что она почти никогда не занималась философскими проблемами таксономии). Онтология филогенетически интерпретированных таксонов, воспринимаемых через призму филогенетического мышления, принципиально иная. Они мыслятся как целостные образования, индивидуализируемые своей историей и единством морфо-биологической организации (Hull 1990; Ghiselin 1997). Ещё Э.Геккель, как отмечено выше, использовал понятие «генеалогического индивида»; в настоящее время таксоны, уравненные с монофилетическими группами, считаются объективно существующими квази-индивидами или историческими группами (Wiley 1981; Brooks, Wiley 1986; Ghiselin 1997; Павлинов 2006). Соответственно, они независимо от их ранга не «творяются» классификатором, а распознаются им в природе. Это же верно и в отношении всей иерархии монофилетических групп (Eldredge, Cracraft 1980; Павлинов 2005а): она не произвольна, а отражает объективно существующую иерархию филогенетического паттерна (но см. далее о «Дереве жизни»).

Последнее, как уже отмечено выше, существенно повлияло на кон-

цепцию биологического разнообразия. В преобладающей ныне трактовке, основанной на популяционном мышлении, оно рассматривается просто как сумма видов (Global... 1995). Согласно филогенетической доктрине, оно представляет собой иерархию монофилетических групп – только что упомянутый филогенетический паттерн, порождённый процессом исторического развития биоты (Faith 1994; Павлинов 2001). Из этого делается вывод, что нужно сохранять не просто виды как таковые, а всю иерархическую структуру биоразнообразия. Правда, эта идея не проста для операционализации (Sarkar, Margules 2001), но она представляется достаточно привлекательной, чтобы на её основе разрабатывать обновлённую стратегию сохранения биоразнообразия, отвечающую филогенетическим представлениям о его природе.

В современной филогенетической систематике доминирующее положение занимает кладистика, основанная на «узкой» трактовке монофилии и строгом изоморфизме структуры генеалогических (кладистических) отношений и системы таксонов. Это значит, что из перечисленных выше составляющих филогенетического единства организмов во внимание принимается только единство происхождения. Последнее условие задаёт очень жёсткие рамки для разработки классификаций, поэтому оно едва ли соблюдается буквально: как всякая жёсткая конструкция, кладистическая парадигма «в чистом виде» оказывается нереализуемой. Она приводит к чересчур дробной иерархии таксонов, соответствующей детально изученному филогенезу. Подоплёка этого достаточно серьёзна. Дело в том, что филогенез и система таксонов взаимодополнительны как динамический и статический аспекты биологического разнообразия, на что обращали внимание многие авторы. Это означает, что они связаны соотношением неопределённости, порождающим весьма специфическую проблему: чем детальнее изучен филогенез, тем менее адекватна для отражения его результатов иерархическая модель с небольшим числом фиксированных рангов (Скарлато, Старобогатов 1974; Ereshefsky 2001).

Тем не менее, для некоторых классификаторов характерен этакый «кладистический романтизм», основанный на вере в то, что кладистический подход в систематике будет всё более доминировать. Это побуждает их перекраивать её форму и язык согласно принципам кладизма. В первом случае речь идёт о предложении упразднить традиционные обозначения линнеевских таксономических категорий и строить якобы «безранговые» системы (Ereshefsky 2001). Впрочем, в данном случае «безранговость» означает отмену не самой таксономической иерархии, которая сохраняется и может быть сколько угодно дробной, а фиксированной шкалы рангов. Во втором случае имеется в виду разработка новой системы таксономической номенклатуры – Филокодекса, призванного заменить якобы «морально устаревшие» Кодексы зоологической и

ботанической номенклатуры (Queiroz, Gauthier 1994; Cantino, Queiroz 2003). В этом кодексе, в частности, отменены фиксированные терминологические обозначения таксонов разных рангов, коль скоро отменяются сами фиксированные ранги.

Велико влияние филогенетического мышления на историческую биогеографию, тесно связанную с филогенетической систематикой. В её основе лежит сравнительно-исторический метод, направленный на поиск исторических причин в распространении отдельных таксонов и в составе региональных биот. Общий подход современной исторической биогеографии в некотором смысле подобен тому, который разрабатывает филогенетика: задачей является реконструкция генеалогии – в данном случае это «генеалогия ареалов» (Crisci *et al.* 2003). Фактически это означает выявление филогенетического сигнала в географическом распространении организмов, поэтому данный раздел биогеографии можно рассматривать как специфическую область приложения филогенетики.

Особо следует отметить связь филогенетического мышления с адаптационистской парадигмой. Поначалу именно адаптационизм во многом содействовал формированию этого стиля: натурфилософская идея перфекционизма (развитие от менее к более совершенному устройству) весьма сильно повлияла на видение закономерностей макроэволюции. Позже уже филогенетическое мышление стало влиять на содержание названной парадигмы: это выражается в признании вклада начальных причин наряду с действующими в формирование строения и функций организмов. Одно из важных последствий такого соединения – снижение оценки принципа оптимальности применительно к эволюционным процессам.

Действительно, концепция эволюции как адаптациогенеза в популяционной трактовке основана на равновесных моделях, подразумевающих возможность выработки любой структурой оптимальной конфигурации в ответ на требования условий среды. Её существенным уточнением стал принцип адаптивного компромисса, принимающий во внимание целостность организма и подразумевающий необходимость взаимной «подгонки» разных структур организма в процессе его приспособления к среде обитания (Расницын 1987). Филогенетическое мышление обязывает добавить фактор «исторического груза» в исходное толкование названного принципа. С данной точки зрения взаимное приспособление структур организма идёт под воздействием не только нынешних, но и (косвенно) прошлых давлений векторов отбора, то есть тех, которые в настоящее время уже неактуальны. Образно говоря, структуры приспособляются не только к своему настоящему, но и (косвенным образом) к своему прошлому. Из этого следуют очевидные ограничения на выполнение принципа оптимальности в адаптивной эволюции организмов: взаимные приспособления структур в ответ на несовпадающие для

них векторы отбора, как действующие, так и прошлые, зачастую делают их субоптимальными. Возможно, в силу такого рода ограничений биологическая эволюция движется принципом не оптимальности, а достаточности (Brooks, Wiley 1986), что делает вышеназванный компромисс отнюдь не «напряжённым».

Формирование филогенетического мышления (в изложенном выше понимании) заметно повлияло на содержание некоторых разделов современной морфологии. Это может показаться странным, поскольку начиная с работ Э.Геккеля морфология всегда была тесно связана с филогенетикой, на что сетуют сторонники типологического подхода (Любарский 1996б). Тем не менее это действительно так: именно в последние десятилетия сформировалась конструкционная морфология, которая, несмотря на созвучность с уже упоминавшейся конструктивной школой, существенно отличается от неё содержанием (Schmidt-Kittler, Vogel 1991; Gudo *et al.* 2002). Ее основной задачей является объяснение строения организмов как результата совместного действия нескольких категорий причин – филогенетической истории (начальные причины), функционального назначения (конечные причины) и условий функционирования (действующие причины). Иными словами, речь идёт о выявлении всё того же филогенетического сигнала в разнообразии морфологических структур: для этого анализ их функционального и адаптивного смысла должен проводиться в контексте филогенетических реконструкций (Lauder 1982).

Особого упоминания заслуживает возрождение интереса к эволюционной биологии развития, стремящейся, как и в середине XIX столетия, свести воедино общие закономерности онто- и филогенеза (Шишкин 1988, 2006); в англоязычной литературе она известна под названием концепции «evo-devo» (Hall 1998; Raff 2000). Исключительная роль изучения хода онтогенеза в становлении классической филогенетики хорошо известна. Здесь хотелось бы обратить внимание на проблему слабой сопряжённости исторического развития разных фаз онтогенеза у животных с выраженным метаморфозом. Такие фазы «эволюируют» более или менее независимо друг от друга (Andre 1988). Это проявляется, например, в том, что для насекомых с полным превращением классификации, построенные на признаках личинок и имаго, зачастую не совпадают. Серьёзных исследований, в которых этот вопрос был бы рассмотрен в филогенетическом аспекте, практически нет, хотя технические средства для этого имеются.

Идея филогенетического сигнала, а с ней и филогенетическое мышление постепенно проникают в сообщество экологов и этологов, приверженных адапционистской парадигме. Возникает понимание того, что, как и в морфологии, при объяснении сходства или различия между видами на основе разного рода адапционистских моделей нельзя игно-

ризовать исторические причины, вносящие свой вклад в разнообразие организмов. Соответственно, адекватность данного класса моделей будет зависеть от того, насколько удастся «исключить» филогенетический сигнал из общей структуры сходственных отношений, оставив механизмы *ad hoc* адаптаций «в чистом виде». С этой целью разрабатывается подход, не вполне удачно названный сравнительной филогенетикой (Miles, Dunham 1993; Павлинов 2005a), для него разрабатывают количественные методы (Page 1994; Pagel 1999). Правда, как и во многих других разделах нумерической филетики, в их основании лежит допущение, что различия между организмами статистически независимы. Это подразумевает случайный характер эволюции разных признаков, что в общем случае мало реалистично.

Очевидно, что во всех случаях, когда речь идёт о выявлении филогенетического сигнала, необходимо располагать гипотезой о филогенезе исследуемой группы. Понятно, что для этого должна быть проведена филогенетическая реконструкция. Поэтому в настоящее время такие реконструкции становятся одним из ключевых условий корректной разработки адапционистской программы: это и означает овладение биологией в полной мере филогенетическим мышлением.

Реально ли построение всеобщего «Дерева жизни»?

Результаты филогенетических реконструкций обычно предстают в форме филогенетических деревьев. С самых первых шагов развития филогенетики её сверхзадачей было построение обобщающего их всеобщего «Дерева жизни» (Dayrat 2003). Поэтому неудивительно, что названное «дерево» стало одной из ключевых метафор филогенетики. Его значимость подчёркивается термином, которым О'Хара обозначил операциональный стиль мышления филогенетической систематики, – «tree thinking» (см. выше). В настоящее время эта сверхзадача, несколько подзабытая под влиянием популяционной идеи, снова выходит на передний план. Отчасти это связано с возрождением филогенетического стиля мышления, отчасти – с освоением филогенетикой молекулярного уровня организации живого (Cracraft, Donoghue 2004).

Ключевым в идее всеобщего Дерева жизни является кажущееся самоочевидным представление о его *единственности*. Этим во многом обусловлен тот энтузиазм, который связан с обнаружением «филогенетических маркеров» в первичной структуре информационных макромолекул, присущих всем организмам. Их изучение сделало возможной детальную проработку структуры всего филогенетического дерева на единой фактологической основе. Особое внимание привлекла генеалогия прокариот, поскольку именно их радиация позволяет установить ранее недоступную для исследований картину ветвления названного дерева вблизи его основания (Шаталкин 1996; Doolittle 1999). Как часто бывает,

первые шаги вселяли большие надежды. Однако можно встретить и довольно скептические высказывания по поводу осмысленности этой затеи. Чаще всего имеются в виду разного рода ограничения, связанные с техническими средствами решения указанной сверхзадачи (см. далее). Я бы хотел оттенить иной её аспект, более связанный с эпистемологическими основаниями филогенетики.

Выше уже подчёркивалось, что стремление разработать всеобщую Естественную систему в форме Древа жизни (что с точки зрения филогенетической систематики почти одно и то же) на единой фактологической основе стало возрождением одного из принципов схоластики, то есть проявлением схоластического стиля мышления. Здесь более чем уместно обратить внимание на то, что сама идея *единой* схемы отношений между организмами, как и вся схоластика, вполне мифологична. Действительно, она родилась как часть натурфилософского мировоззрения, уходящего корнями в античные представления о гармонии Космоса и существовании единой Лестницы совершенствования. Позже на эти представления напластовался миф о плане Божественного творения, воплощённом в единой Системе природы. Последняя в контексте филогенетической парадигмы обратилась в единое и потому единственное Древо жизни.

Мифологичность этой идеи в том, что названное Древо, воспринимаемое в качестве некой «абсолютной истины», мыслится как бы существующим на самом деле. Здесь мне видится весьма прозрачная аналогия с кантовскими «априорными истинами» о евклидовых свойствах пространства и времени. Развитие космологии в XIX–XX столетиях показало, что эти истины вряд ли априорны и далеко не «абсолютны»: они соответствуют лишь одному из выделяемых аспектов (или масштабов) физического мира, свойства которых фиксируются определёнными аксиоматическими системами.

Приблизительно такой мне представляется и ситуация с единственным Древом жизни, трактуемым по преимуществу генеалогически: его «абсолютность», если отвлекаться от разного рода мифов, более чем относительна. Фактически она задана исходными допущениями (аксиомами) о свойствах эволюционного процесса, принятыми в филогенетике кладистического толка. Их всего два: каждый вид возникает в истории биоты однократно, каждая монофилетическая группа имеет в своём начале единственный вид («узкая» трактовка монофилии) и в силу этого также возникает однократно (Wiley 1981; Павлинов 1990, 1998). Очевидно, можно принять иную картину эволюции, где принцип монофилии не столь значим: например, адапционистская парадигма, в отличие от генеалогической, трактует эволюционный процесс не как происхождение видов, а как происхождение адаптаций. Формально говоря, вводится иная аксиоматика, где историческое развитие биоты пред-

стаёт не в форме единого кладогенеза, а как множество семогенезов (Павлинов, 2005а). В данном случае идея единственного Древа жизни утрачивает своё обоснование: семогенезы более или менее автономны, их наряду с кладогенезом допустимо считать разными и при этом равноценными аспектами глобального филогенеза, а соответствующие семогенетические схемы — частными и также равноценными представлениями названного дерева.

Исходные допущения о свойствах филогенеза, задающие тот или иной аспект его рассмотрения, формулируются в рамках конкретных исследовательских программ. Из них только что упомянуты две — генеалогическая и адапционистская; наверняка их больше (например, популяционистская). Принимая их равноправие, мы вынуждены констатировать, что в настоящее время не существует «естественного» (то есть через ссылку на сам филогенез) способа фиксации какого-либо аспекта рассмотрения глобальной истории биоты как преимущественного и в этом смысле «единственного». Во всяком случае утверждаемая кладистикой идея главенства генеалогических схем перед всеми прочими возникла в результате решения чисто таксономической задачи: как основание для разработки максимально устойчивой и наименее противоречивой филогенетической классификации (Павлинов 2004). Как мне представляется, сказанное верно в отношении как кладо- и семогенетического аспектов исторического развития, так и отдельных семогенезов. Каждый из них, дающий некоторое представление о филогенезе, может получить своё обоснование с точки зрения той или иной эволюционной концепции.

Несовпадение семогенезов как выделенных аспектов филогенеза означает, что по истории любой отдельно взятой структуры невозможно с достаточной определённой судить ни об истории отдельных видов, ни о филогенезе в целом. Признание этого зафиксировано предложением разграничивать «деревья структур» (в частном случае — «деревья генов») и «деревья видов» (Maddison 1997; Geetall 2003). Первые надлежит интерпретировать как гипотезы о семогенезах, вторые — как гипотезы о кладогенезе (Павлинов 2004, 2005а).

Подобное видение познавательной ситуации в филогенетике вполне корректно в рамках упомянутой в начале статьи неклассической эпистемологии. Мне оно представляется весьма важным элементом современного филогенетического мышления: из признания многоаспектности филогенеза следует существенный вывод в отношении общих принципов его исследования. Действительно, филогенез как природный феномен познавательного неисчерпаем. Поэтому постановка задачи его реконструкции в полном объёме, во всех деталях, вообще говоря, некорректна. Эта ныне азбучная истина означает, что всё, что мы можем реально делать, — выделять по тем или иным основаниям отдельные аспекты

глобального филогенеза и формулировать о них отдельные гипотезы. С этой точки зрения Дерево жизни, отождествляемое со всеобщим «деревом видов» и соответствующее кладогенетическому аспекту филогенеза, служит формальным представлением гипотезы о кладогенезе. Здесь есть своя фундаментальная проблема: эту гипотезу невозможно непосредственно сформулировать и протестировать из-за неоперациональности концепции предкового вида (Wiley 1981; Павлинов 1990, 2005a). Фактически кладистическая гипотеза является *надстройкой над гипотезами о семогенезах*: она представляет собой «мультисемогенетическую» реконструкцию, которую можно транслировать в схему кладогенеза лишь при аксиоматически вводимом допущении о некотором изоморфизме кладо- и семогенезов (Павлинов 1990, 1998, 2005a). Такая трактовка накладывает свои ограничения на возможности построения Древа жизни (см. далее).

Согласно К.Попперу (2005), степень доверия к гипотезе во многом зависит от её «размерности»: чем проще гипотеза (меньше её размерность), тем надёжнее она может быть обоснована и протестирована. В рассматриваемом случае речь идёт об объёме информации, заложенной в представлении о филогенезе. Всеобщее дерево как репрезентация глобального филогенеза, очевидно, будет столь же сложным, как и сам процесс филогенеза; гипотеза о нём окажется в целом «сверхразмерной» и просто нетестируемой. Отдельные семогенетические реконструкции, соответствующие частным аспектам рассмотрения искомого филогенеза, как гипотезы обладают меньшей размерностью и потому большей тестируемостью. Это повышает их научный статус по сравнению с обобщающей филогенетической гипотезой.

Важным формализмом является проблема *NP*-полноты, исходно обозначенная в отношении задач, для которых не существует алгоритма нахождения единственного точного решения и все решения являются приближёнными (Felsenstein 1982). С этой точки зрения филогенетическая реконструкция представима как работа над задачей, очевидным образом не имеющей единственного решения. При этом с ростом сложности условий реконструкции возрастает приближённый характер получаемых схем. В число этих условий, кроме исходных допущений о свойствах эволюции, входит и набор используемых признаков. Поэтому чем их больше и чем больше они различаются своими «эволюционными сценариями», тем меньше вероятность получения единого филогенетического дерева с высоким разрешением.

Рассматривая филогенез, мы в той или иной форме обращаемся к концепции времени. В связи с этим возникает ряд специфических проблем, связанных с тем, что эволюционное время не может быть определено единственным образом (Левич 1986). В филогенетических реконструкциях оно исходно выступает в качестве «собственного» времени,

устанавливаемого для каждого сегогенеза на основе анализа сравнительных данных. С этой точки зрения объединение разных сегогенетических схем в единое филогенетическое дерево можно считать процедурой синхронизации разных собственных времён. Очевидно, что результирующее время эволюции будет менее «точным», чем каждое из сегогенетических: при объединении отдельных «часов» ошибки их хода не столько нивелируются, сколько суммируются.

Принимая всё изложенное во внимание, мы должны констатировать, что глобальное «дерево видов» (Дерево жизни) неизбежно будет более «размытым» по сравнению с любым исходным «деревом структур». Попытки сделать его более определённым будут приводить либо к его сведению к какой-либо частной сегогенетической схеме (например, к «дереву генов», на чём настаивают сторонники молекулярной филогенетики), либо к распадению на отдельные деревья, соответствующие разным аспектам рассмотрения филогенеза.

Одним из источников проблем в построении Древа жизни, трактуемого в строго монофилетическом ключе, служит горизонтальный перенос генов. Он более всего актуален именно там, где молекулярные филогенетики видят свою основную задачу, – на уровне базальной радиации организмов. Согласно этим представлениям, характер диверсификации прокариот противоречит кладистическому идеалу (дихотомическое дерево): структура дерева у его основания оказывается ретикулярной (Doolittle 2005). Примечательно, что невозможность получения единственного филогенетического дерева с высоким разрешением вблизи основания служит поводом для критики самого «tree thinking» (Baptiste *et al.* 2005); очевидно, к филогенетическому мышлению эта критика не имеет отношения.

Всё предыдущее не означает признание нецелесообразности разработки обобщающих филогенетических гипотез. Просто, проводя исторические реконструкции, надо отчётливо представлять себе, сколь длинна цепочка аргументов, в ходе которой в разнообразии организмов выявляется филогенетический сигнал и сравнительные данные «переводятся» в генеалогическую схему (кладограмму), а затем в филогенетическое дерево (филограмму). На каждом шаге этой цепочки в схему аргументации встраиваются те или иные допущения об истории и о соотношении между нею, сходством и родством. Они весьма усложняют всю познавательную ситуацию и делают разрабатываемые гипотезы о филогенезе слабо тестируемыми. Смысл представления последних как «мультисегогенетических» состоит в том, что это заставляет возлагать надежды не на отдельные структуры, будь то молекулы или макроморфология, а на их совместный анализ. Чем больше совпадающих событий обнаруживается в разных сегогенезах, тем с большей надёжностью (по исходному условию) они указывают на одни и те же события в кладо-

генезе (Sober 1988; Павлинов 1990, 2005a). В нумерической филетике разрабатываются технические приёмы объединения семогенетических схем, полученных по разным признакам для некоторой совокупности таксонов, в единое дерево (Swofford *et al.* 1996; Sanderson *et al.* 1998; Bininda-Emonds *et al.* 2002). Однако детальной методологической проработки процедуры построения таких «супердеревьев» пока не проводилось, поэтому предлагаемые формальные решения выглядят несколько сомнительными (Sober 1988; Queiroz *et al.* 1995; Hillis, Wiens 2000; Павлинов 2005a).

Заключение

Попытаемся подвести некоторые итоги.

Филогенетическое мышление есть некий аспект личностного знания о филогенезе и потому не может быть полностью формализовано. Оно является частью эволюционного мышления, акцентирует внимание на макроэволюционных закономерностях исторического развития биоты, обязывает вводить начальные причины в каузальные модели становления разнообразия организмов.

Этот стиль мышления возник и развивался вместе с филогенетикой, что отражено в разнообразии его проявлений. В классической версии он включает элементы типологического мышления, в версии «новой» филогенетики – элементы популяционного мышления. Парадоксальным образом, по крайней мере в тех реконструкциях, которые основаны на высоко формализованных подходах, филогенетический стиль мышления отсутствует.

Полезной формализацией филогенетического мышления является концепция филогенетического сигнала – информации о филогенезе, содержащейся в структуре биологического разнообразия. С некоторыми оговорками анализ начальных причин становления этого разнообразия можно представить как выявление филогенетического сигнала в его структуре. В таком качестве оно входит в познавательные ситуации, в рамках которых исследуются механизмы и факторы формирования и функционирования отдельных организмов и их структур, таксонов, биот.

Ключевой метафорой филогенетики является всеобщее Дерево жизни: в такой форме филогенетическое мышление воспринимает и воспроизводит биологическое разнообразие как глобальный результат исторического развития биоты. Его единственность в классической филогенетике отражает натурфилософское восприятие эволюции; в современной филогенетике оно обосновывается кладистической трактовкой монофилии. С методологической точки зрения это дерево – суть формальное представление гипотезы о глобальном филогенезе, обобщающей частные гипотезы о разных семогенезах. В силу нестрогого изоморфизма последних единственное всеобщее Дерево жизни с полным разрешением принци-

пиально невозможно: ему более соответствует некоторая совокупность «деревьев структур», соответствующих разным аспектам рассмотрения филогенеза. В признании этого – одно из существенных отличий современного филогенетического мышления от классического.

Автор признателен А.П.Расницыну за критический разбор вышеизложенного. Статья подготовлена при частичной поддержке РФФИ (грант < 06-04-49134-а).

Л и т е р а т у р а

- Андерсон Д.Р. 2002. *Когнитивная психология*. 5-е изд. СПб.: 1-498.
- Ахутин А.В. 1988. *Понятие «природа» в античности и в Новое время*. М.: 1-208.
- Баранцев Р.Г. 2003. *Синергетика в современном естествознании*. М.: 1-144.
- Берг Л.С. 1977. *Труды по теории эволюции: 1922-1930*. Л.: 1-387.
- Бунге М. 2003. *Философия физики*. М.: 1-320.
- Беклемишев В.Н. 1994. *Методология систематики*. М.: 1-250.
- Воронин Ю.А. 1985. *Теория классифицирования и её приложения*. Новосибирск: 1-124.
- Гайденко П.П. 2003. *Научная рациональность и философский разум*. М.: 1-528.
- Геккель Э. 1908. *Естественная история миротворения. Ч. 1. Общее учение о развитии*. СПб: 1-274.
- Гродницкий Д.Л. 2001. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа эволюционного синтеза // *Журн. общ. биол.* **62**, 2: 99-109.
- Зуев В.В. 2002. *Проблема реальности в биологической таксономии*. Новосибирск: 1-192.
- Ильин В.В. 2003. *Философия науки*. М.: 1-360.
- Капра Ф. 1994. *Дао физики*. СПб: 1-302.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. 1994. *Филема органического мира. 1. Прологомены к построению филемы*. СПб: 1-282.
- Левин А.П. 1986. Тезисы о времени естественных систем // *Темпоральные аспекты моделирования и прогнозирования в экологии*. Рига: 31-66.
- Лооне Э.Н. 1980. *Современная философия истории*. Таллин: 1-293.
- Лосев А.Ф. 1991. *Философия, мифология, культура*. М.: 1-525.
- Любарский Г.Ю. 1996а. Классификация мировоззрений и таксономические исследования // *Современная систематика: методологические аспекты*. М.: 75-122.
- Любарский Г.Ю., 1996б. *Архетип, стиль и ранг в биологической систематике*. М.: 1-436.
- Майр Э. 1971. *Принципы зоологической систематики*. М.: 1-454.
- Найдыш В.М. 2004. *Философия мифологии*. М.: 1-544.
- Павлинов И.Я. 1990. *Кладистический анализ (методологические проблемы)*. М.: 1-160.
- Павлинов И.Я. 1998. К проблеме аксиоматического обоснования эволюционной кладистики // *Журн. общ. биол.* **59**, 6: 586-605.
- Павлинов И.Я. 2001. Концепции систематики и концепции биоразнообразия: проблема взаимодействия // *Журн. общ. биол.* **62**, 4: 362-366.
- Павлинов И.Я. 2004. Основания новой филогенетики // *Журн. общ. биол.* **65**, 4: 334-366.
- Павлинов И.Я. 2005а. *Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект)*. М.: 1-391.
- Павлинов И.Я. 2005б. О значении презумпций в филогенетике (по поводу статьи Ю.А.Песенко...) // *Журн. общ. биол.* **66**, 5: 436-441.
- Павлинов И.Я. 2006. Классическая и неклассическая систематика: где проходит граница? // *Журн. общ. биол.* **67**, 2: 83-106.
- Парамонов А.А. 1967. Пути и закономерности эволюционного процесса // *Современные проблемы эволюционной теории*. Л.: 342-441.
- Полани М. 1985. *Личностное знание. На пути к посткритической философии*. М.: 1-344.
- Поппер К. 2005. *Логика научного исследования*. М.: 1-447.
- Пригожин И., Стенгерс И. 1986. *Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой*. М.: 1-431.

- Пузаненко Ю.Г., Пузаненко А.Ю. 1996. Классификация как способ отражения реальности и конструирования мифов // *Современная систематика: методологические аспекты*. М.: 55-122.
- Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // *Эволюция и биоэкологические кризисы*. М.: 46-63.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // *Тр. Рус. энтомол. общ-ва* **73**: 1-108.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // *Современная палеонтология*. М., **2**: 76-118.
- Раутиан А.С. 2003. Апология сравнительного метода // *Любичев и проблемы формы, эволюции и систематики организмов. Тр. 30-х Любичевских чтений*. М.: 85-91.
- Свасьян К.А. 2002. *Становление европейской науки*. 2-е изд. М.: 1-438.
- Северцов А.С. 1987. *Основы теории эволюции*. М.: 1-320.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. (1974) 2018. Филогенетика и принципы построения естественной системы // *Рус. орнитол. журн.* **27** (1660): 4221-4241. EDN: XVJGWL
- Скворцов А.К. 2005. *Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики*. М.: 1-293.
- Торчинов Е. 2005. *Религии мира: опыт запредельного*. 4-е изд. СПб.: 1-544.
- Французова Н.П. 1972. *Исторический метод в научном познании*. М.: 1-303.
- Холодная М.А. 2004. *Когнитивные стили. О природе индивидуального ума*. 2-е изд. СПб.: 1-384.
- Шаталкин А.И. 1996. Категории царства в системе организмов // *Успехи соврем. биол.* **116**, 1: 105-118.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // *Современная палеонтология*. М., **1**: 142-169.
- Шишкин М.А. (2006) 2019. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // *Рус. орнитол. журн.* **28** (1763): 1919-1953. EDN: VKWIDQ
- Шмальгаузен И.И. 1942. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии*. М.; Л.: 1-179.
- Шопф Д.У. 1981. Эволюция первых клеток // *Эволюция*. М.: 109-147.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. 1981. *Эволюционное учение*. М.: 1-344.
- Abbott L.A., Bisby F.A., Rogers D.J. 1983. *Taxonomic analysis in biology*. Columbia Univ. Press: 1-336.
- Amundsen R. 2002. Phylogenetic reconstruction then and now // *Biol. Philos.* **6**, 4: 679-694.
- Andre H.M. 1988. Age-dependent evolution: from theory to practice // *Ontogeny and systematics*. Columbia Univ. Press: 137-188.
- Avise J.C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard Univ. Press: 1-447.
- Ayala F.J. 1999. Molecular clock mirages // *BioEssays* **21**, 1: 71-75.
- Baptiste E., Susko E., Leigh J., MacLeod D., Charlebois R.L., Doolittle W. 2005. Do orthologous gene phylogenies really support tree-thinking? // <http://pbil.univ-lyon1.fr/events/jobim2005/proceedings/PO2Baptiste.pdf>
- Bininda-Emonds O.R.P., Gittleman J.L., Steel M.A. 2002. The (super)tree of life: procedures, problems, and prospects // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **33**: 265-289.
- Bromham L., Penny D., 2003. The modern molecular clock // *Nature Rev.* **4**, 3: 216-224.
- Brooks D.R., Wiley E.O. 1986. *Evolution as entropy*. Univ. Chicago Press: 1-335.
- Cantino P.D., Queiroz K. 2003. The PhyloCode: a phylogenetic code of biological nomenclature // <http://www.ohiou.edu/phylocode/>
- Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimating procedures // *Evolution* **21**, 4: 550-570.
- Cracraft J., Donoghue M.J. (eds) 2004. *Assembling tree of life*. Oxford Univ. Press: 1-576.
- Crisci J.V., Katinas L., Posadas P. 2003. *Historical biogeography. An introduction*. Harvard Univ. Press: 1-264.
- Dayrat B. 2003. The roots of phylogeny: how Haeckel build his trees? // *Syst. Biol.* **52**, 4: 515-527.
- Doolittle W.F. 1999. Phylogenetic classification and the universal tree // *Science* **284**: 2124-2128.

- Doolittle W.F. 2005. Phylogenetic classification and the universal tree // http://cas.bellarmaine.edu/tietjen/Ecology/phylogenetic_classification.htm
- Eldredge N., Cracraft J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia Univ. Press: 1-349.
- Ereshefsky M. 2001. *The poverty of the Linnean hierarchy: a philosophical study of biological taxonomy*. Cambridge Univ. Press: 1-316.
- Faith D.P. 1994. Phylogenetic pattern and the quantification of organismal biodiversity // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* **345**: 45-58.
- Felsenstein J. 1982. Numerical methods for inferring evolutionary trees // *Quart. Rev. Biol.* **57**, 2: 379-404.
- Felsenstein J. 2003. *Inferring phylogenies*. Elsevier: 1-664.
- Funk V.A., Brooks D.R. 1990. *Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology*. Washington: 1-45.
- Geetall R. 2003. Structure trees and species trees: what they say about morphological evolution // *Evol. Dev.* **5**, 6: 609-621.
- Ghiselin M. 1997. *Metaphysics and the origin of species*. State Univ. of New York: 1-377.
- Global biodiversity assessment*. 1995. Cambridge Univ. Press: 1-1145.
- Gudo M., Gutmann M., Scholz J. (eds) 2002. Concepts of functional, engineering and constructional morphology. Biomechanical approaches on fossil and recent organisms // *Senckenberg. Leth.* **82**, 1: 1-372.
- Hall B.K. 1998. *Evolutionary developmental biology*. 2nd ed. Dordrecht: 1-512.
- Hennig W. 1950. *Grundzuge einiger Theorie der phylogenetische Systematik*. Berlin: 1-370.
- Hillis D.M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 23-42.
- Hillis D.M., Wiens J.J. 2000. Molecules versus morphology in systematics: conflicts, artifacts, and misconceptions // *Phylogenetic analysis of morphological data*. Washington: 1-19.
- Hull D.L. 1990. *Science as a process*. Chicago Univ. Press: 1-586.
- Lauder G.V. 1982. Historical biology and the problem of design // *J. Theor. Biol.* **97**, 1: 57-67.
- Maddison W.P. 1997. Gene trees and species trees // *Syst. Biol.* **46**, 4: 523-536.
- Mayr E. 1959. Darwin and the evolutionary theory in biology // *Evolution and anthropology: a centennial appraisal*. Washington: 409-412.
- Mayr E. 1988. *Toward a new philosophy of biology. Observations of an evolutionist*. Harvard Univ. Press: 1-564.
- Miles D.B., Dunham A.E. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analysis // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24**: 587-619.
- Naef A. 1931. *Phylogenie der Tiere*. Berlin: 1-200.
- Nei M., Kumar S. 2000. *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford Univ. Press: 1-333.
- O'Hara R.J. 1988. Homage to Clio, or toward an historical philosophy of evolutionary biology // *Syst. Zool.* **37**, 2: 142-155.
- O'Hara R.J. 1997. Population thinking and tree thinking in systematics // *Zool. Scripta* **26**, 3: 323-329.
- Page R.D.M. 1994. Parallel phylogenies: reconstructing the history of host-parasite assemblages // *Cladistics* **10**, 1: 155-173.
- Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution // *Nature* **401**: 877-884.
- Panchen A.L. 1992. *Classification, evolution, and the nature of biology*. Cambridge Univ. Press: 1-398.
- Queiroz A., de, Donoghue M.J., Kim J. 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **26**: 657-681.
- Queiroz A., de, Gauthier J. 1994. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature // *Trends Ecol. Evol.* **9**, 5: 657-681.
- Raff R.A. 2000. Evo-Devo: the evolution of a new discipline // *Nature Rev. Gen.* **1**: 74-79.
- Sanderson M.J., Purvis A., Henze C. 1998. Phylogenetic supertrees: assembling the trees of life // *Trends Ecol. Evol.* **13**, 1: 105-109.
- Sarkar S., Margules C. 2001. Operationalizing biodiversity for conservation planning // *J. Biosci.* **27**, Suppl. 2: 299-308.

- Schmidt-Kittler N., Vogel K. (eds) 1991. *Constructional morphology and evolution*. Heidelberg: 1-409.
- Sober E. 1988. *Reconstructing the past. Parsimony, evolution, and inference*. Cambridge: 1-265.
- Swofford D., Olsen G.J., Waddell P.J., Hillis D.M. 1996. Phylogenetic inference // *Molecular systematics*. 2nd ed. Sunderland: 407-514.
- Wiley E.O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York: 1-439.



ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал 2024, Том 33, Экспресс-выпуск 2391: 638-646

Систематика – народная и научная

А.П.Расницын

Александр Павлович Расницын. Палеонтологический институт
им. А.А.Борисяка РАН, Москва, Россия

Второе издание. Первая публикация в 2013*

История систематики не только и не столько занимательна, сколько поучительна. В наш просвещённый век мало кто даже из учёных задумывается, в чём смысл и цель этой науки. Понять это помогает весьма объёмистая и очень полезная сводка по истории и современным проблемам биологической таксономии – книга «Биологическая систематика: эволюция идей» (Павлинов, Любарский 2011), которая завершается главой «Другая история», написанной Г.Ю.Любарским. Этот раздел, представляющий интереснейшую и живо написанную интерпретацию истории науки в целом и систематики в частности, – приглашение к дискуссии, от которого я не могу отказаться.

Вслед за С.Этrenom (Atran 1990, 1998) Г.Ю.Любарский выделяет следующие черты народной таксономии: антропоцентричность, целостность взгляда на природу, иерархичность, отсутствие системы сопоставимых таксономических рангов, фрагментарность.

Антропоцентричность проявляется в том, что в характеристику объекта на равных включаются его собственные признаки (строение, внешний вид, поведение и т.д.) и всё, что связано с ним для человека (вред и польза, особенно включая лекарственные и магические свойства, приметы, легенды и сказки, в которых растение или животное фигурируют).

Целостность взгляда («живой мир является интегрированным целым взаимодействующих частей», с. 508) состоит, в частности, в том, что «такой [антропоцентричный – А.Р.] наблюдатель будет членить наблюдаемое в природе согласно естественным границам» (с. 561).

* Расницын А.П. 2013. Систематика – народная и научная // *Природа* 4: 86-90.

«Отсутствие системы сопоставимых таксономических рангов» — неточная формулировка. Имеется в виду, что в народной систематике нет строгой и многоступенчатой иерархии, как в научной: «народные царства» (растения, животные) на одном конце шкалы и родоиды (акула, собака, дуб) на другом вполне сопоставимы. Уровни выше родоидов обозначаются как жизненные формы (биоморфы), что вызывает вопросы, поскольку парадигмальные жизненные формы — это деревья, кустарники и травы, и такие народные таксоны, как жуки, мухи, рыбы, гады, птицы, звери, вряд ли годятся в образцовые биоморфы. Ёмкость народной систематики (возможность включения новых объектов) признаётся ограниченной (на уровне порядка тысячи родоидов). Фрагментарность донаучной систематики состоит в том, что «нельзя было в краткой форме дать большой кусок системы, просто нельзя. Систему учили долго и выговаривали только кусочками. Её целостный облик — это почти облик мироздания, это не выговаривается подряд и без выражения» (с. 564).

Появление науки автор связывает с возникновением второй реальности, а точнее — модели, анализ которой позволяет понимать и предсказывать свойства и поведение реальности. (Это, безусловно, не открытие Любарского, но его подход, и я отталкиваюсь именно от него.) Чтобы адекватно подменять реальность, модель должна быть проще её, но при этом сохранять наиболее важные её черты. Исторически первой удачной научной моделью реальности (физической реальности) считается математическая модель Кеплера–Ньютона. Её успех сделал математизацию идеалом (часто недостижимым) любой науки. Научную систематику обычно связывают с К.Линнеем. Не отходит от этой традиции, но подчёркивает роль его предшественников, и Любарский. Однако в его изложении научная систематика стремится прежде всего избавиться от антропоцентричности, то есть от использования субъективной (экспертной) оценки признаков. Достигнутый сегодня уровень приближения к идеалу — филогения, которая, в отличие от системы по сходству, независима от наблюдателя и потому объективна. Другие черты научной таксономии носят ещё более технический характер. Во-первых, это комбинативный подход — ориентация на конкретные признаки (вместо целостного взгляда на организм). Таксон рассматривается как статистически анализируемая сумма легко комбинируемых признаков, которые стандартизируются и упорядочиваются. Получается, от признаков ушли и к признакам пришли. Во-вторых, детально проработанная многоступенчатая система сопоставимых (в идеале) иерархических рангов обеспечивает неограниченную ёмкость классификации. В-третьих, целостный взгляд на систему органического мира через метафору единого и единственного древа жизни.

В соответствии с этой схемой роль Линнея (как и его предшественников) в создании научной систематики состоит не в формулировании

понятия вида и рода и не в создании намного более совершенной, чем ранее, классификации растений, а в том, что необозримая реальность подменяется упрощённой моделью. У Кеплера и Ньютона это была математическая модель физической реальности. У Линнея – морфологическая модель растения, ограниченная только теми свойствами, которые можно свести к числу, форме и взаимному положению частей. Пояснением служит метафора со слепым наблюдателем, которому доступны только те свойства растения, что подвластны лишь осязанию из всех пяти человеческих чувств.

В обсуждаемой работе есть противоречия и, возможно, даже ошибки, но я сейчас не намерен их рассматривать. Для меня важна сама концепция, которая в общих чертах выглядит очевидной, а вот её интерпретация далеко не бесспорна. Должен признаться, моё несогласие с тем, что отказ от антропоцентризма – движение от не(до)науки к науке, отчасти связано с нежеланием признать ненаучной позицию, выстраданную многими десятилетиями анализа методологических основ систематики. В споре о том, где начинается и кончается наука, я не ощущаю достаточно твёрдой почвы под ногами, но всё же отмечу: избегание антропоцентризма – это своего рода бегство от цели к методу. Действительно, всё внимание обращено к поиску корректного метода, который сам по себе должен привести к корректному же результату. Генеалогическая система выбрана *a priori* лишь потому, что родственные отношения существуют независимо от нашего сознания и теоретически свободны от антропоцентризма. Это утверждение может показаться преувеличением, но, увы, нет: если бы выбор был серьёзно обоснован, его многочисленные сторонники не игнорировали бы с таким упорством контраргументы. Напомню лишь некоторые из них, самые очевидные.

Единственный способ представления генеалогии организмов – дерево самой простой формы (без слияний и пересечений). Создаётся оно исключительно из соподчинённых ветвей (голофилетических групп), каждая из которых со всеми её ответвлениями имеет единственный корень (предковую линию). Ясно, что адекватная этому идеалу система заведомо обречена на неудачу, поскольку не способна корректно отобразить, к примеру, ситуацию, когда у ветви более одного корня, как при симбиогенезе. Тем не менее общепринято, что симбиогенез лежит в самом основании системы организмов и время от времени реализуется на более высоких её уровнях. Равным образом голофилетическим древом нельзя описать гибридогенные таксоны, которых, как известно, тьма среди растений. Получается, что генеалогия – только одно из приближений к реальности, она никак не может претендовать на исключительность.

Второй столп оптимизма – уверенность, что точная реконструкция генеалогии организмов возможна, что признаки достаточно доступны и

надёжны, чтобы генеалогию можно было сделать единственной основой системы организмов. Против этого утверждения есть серьёзные контр-аргументы, причём среди них есть очевидные и даже навязшие в зубах, но ничуть не опровергнутые. Речь идёт о том, что выбор объектов (признаков организмов для выявления генеалогии) и метода расчётов (оперирования с этими признаками) определяется в основном личными предпочтениями исследователя. Это, кстати, справедливо и по отношению к молекулярным методам, которые используются для построения схем эволюционного древа (кладограмм) и на которые возлагается столько надежд (Абрамсон 2013). Субъективность, вероятно, одна из важных причин неустойчивости кладограмм, не имеющих, судя по всему, реальных преимуществ перед традиционной («интуитивной») систематикой. Всё это давно известно, но не убеждает сторонников генеалогии.

Другой аспект той же проблемы кажется более наглядным. Трудно спорить, что в ходе эволюции виды разошлись (дивергировали) относительно недавно — намного позже, чем семейства. Казалось бы, и следы дивергенции видов должны были сохраниться полнее, и их отношения должны быть прозрачнее и понятнее. Однако любой практикующий систематик, особенно имеющий дело с большими (богатыми видами) группами, хорошо знает, что обычно легче разобраться в родственных отношениях семейств, чем видов (Любищев 1982; Расницын 1992). Это знание, на которое никак не реагируют специалисты по кладистике и молекулярной филогенетике, однозначно указывает, что филогенетический сигнал в норме весьма слаб. Воссоздаваемая нами генеалогия обусловлена не только и, может быть, даже не столько дивергенцией, сколько сочетанием параллелизма (сходных изменений сходно организованных форм) и дифференцированным вымиранием промежуточных (несбалансированных) линий, о чём предупреждал ещё Ч.Дарвин, сформулировав принцип вымирания (Дарвин 1991).

Ещё одно наглядное свидетельство того, что объективные (не интуитивные, не антропоцентричные) методы реконструкции родственных связей создают кладограммы, далёкие от искомой генеалогии, — их сопоставление с геологической летописью. Оказывается, по соответствию с палеонтологическими данными кладограммы устойчиво уступают традиционным («интуитивным») филогенетическим схемам (Rasnitsyn 2000; Расницын 2006, 2010).

Г.Ю.Любарский пишет: «Достаточно спросить: а кто же ставит цели? Понятно, что не человек — но тогда кому принадлежат цели? И в ответ на такой вопрос вместо соответствующего положению дел “не знаю” обычно раздаётся поток благоглупостей про объективность. При том что в иных контекстах претензия на объективность весьма критикуется, но именно при противопоставлении антропоцентризму этот аргумент, оказывается, можно высказывать. В результате не доказано, что антропо-

центрическое познание каким-то специальным образом ущербно, не доказано это и про неантропоцентрическое познание» (с. 503). А чуть раньше он так описывает деятельность современного, вполне научного (т.е. неантропоцентричного) систематика: «элементы, которые классифицирует систематик – не найдены “такими” в природе, а сконструированы мыслью. <...> Из таких таксонов шьётся сама собой, объективными методами, система определённого типа – и никакого другого типа система из таким образом сконструированных элементов не получится» (с. 493).

При чем здесь объективность? Мне нечего к этому прибавить, поэтому вернёмся к антропоцентрическому познанию и попытаемся понять, так ли уж негативны его свойства, как их описывает Любарский вслед за Этреном и его школой. Таких негативных свойств фактически три: собственно человек как исходная точка познания (мы начинаем изучение с того, что ближе и понятнее), неуместность и, как следствие, невозможность представления системы целиком, а также ограниченная ёмкость народной систематики. Но характерны эти негативные свойства, судя по Любарскому, для систем в интервале времени от Аристотеля до Парацельса и ятрохимиков. Однако, по известному свидетельству Э.Майра, туземцы Новой Гвинеи различают виды певчих птиц наравне с профессионалом-орнитологом (Майр 1947). А ботаники долиннеевых времён, как пишет сам Любарский, знали большинство высших растений не только местных флор, но и Южной и Центральной Европы, а также немало экзотов. Так что невозможность представления системы целиком и её ограниченная ёмкость – свойства преходящие.

Многие выделы народной систематики (водоплавающая и боровая дичь, гнус, лекарственные растения, масличные, зернобобовые, технические культуры) действительно носят потребительский характер. Но, скажем, различение трав, кустарников и деревьев важно для человека не только в обиходе, но и вне его – не случайно же такое деление закрепилось для понятия «жизненные формы». А звери, птицы, гады и рыбы – это, конечно же, таксоны, но только если не подменять их историческое название (как единицы общей системы организмов) голофилумом (как части генеалогической системы). Сужение значения термина «таксон» до голофилума и расширение понятия «жизненная форма» до любого не голофилума неприемлемо, так как приводит не только к путанице, но и к лишению названия устоявшегося понятия. Жизненные формы – это только группировка, выделяемая по немногим важным экологически значимым признакам (в данном случае по форме роста растения), которые предопределяют значительное число особенностей соответствующих организмов, но не претендуют на их общую характеристику.

Таксоны народной системы, конечно, неоднородны. Частично это жизненные формы, но не менее часто – сугубо прагматические единицы (например, гнус) или, наоборот, настоящие таксоны, нередко даже голо-

филумы (насекомые, птицы, звери). Различение зверей, птиц и прочих действительно очень важно для человеческой практики, но неразумно трактовать это разделение как сугубо антропоцентричное. Народная систематика гораздо точнее соответствует принципу «различай разное и объединяй сходное», чем вопросу «а почему сие важно для меня и мне подобных?». И это естественно, потому что человек может делать только то, что может: пока не было секвенаторов, оценивать сходство и различие большого числа видов по тонкой структуре ДНК было просто невозможно. Но никакого желания поставить себя в центр мироздания в этом не просматривается: человек просто пытается доступными ему средствами построить картину мира как он есть. Вернее, по возможности приблизиться к этому недостижимому идеалу. А называть этот подход антропоцентризмом, интуитивизмом или как-то иначе – вопрос другой и вряд ли самый принципиальный. Если только его не связывать жёстко с необъективностью и не противопоставлять генеалогическому подходу как объективному. Объективность, конечно, важное свойство любой системы взаимодействия человека с окружающим миром. Но не менее важна её эффективность, адекватность задаче оптимальной систематизации биологического разнообразия. Система, построенная по размеру организмов (линейному или по весу, объёму), по цвету или химическому составу, может быть объективной и притом полезной для каких-то целей. Но явно не для тех, которые преследуют систематики при построении идеальной системы. Ей доверено право присваивать научные названия, её так и хочется назвать естественной. Любарский, кстати, ссылаясь на Б.Берлина (Berlin 1992), отмечает, что «естественная система – это образ народной таксономии для классификатора» (с. 550).

«Различай разное и объединяй сходное» – вполне адекватный принцип классифицирования, если он позволяет приблизиться к его конечной цели. Я имею в виду определённую цель и готов её сформулировать. Таксономическая классификация организует биологическое разнообразие таким образом, чтобы облегчить наше взаимодействие с ним. А для этого таксоны общей системы должны быть осмысленными объединениями с точки зрения максимально широкого круга пользователей. Например, слово «птица» – определённое понятие не только для орнитолога, но и для охотника, повара и художника. Чтобы соответствовать такой цели, таксоны общей системы должны быть максимально однородными внутри себя и максимально различными между собой по максимально широкому кругу признаков. Это позволит системе выполнять ещё две важнейшие функции: создавать лаконичную информацию о живых организмах в доступной форме и предсказывать свойства недостаточно изученных таксонов (Расницын 2008). Иными словами, в качестве определения системы и конечной цели классификации предлагается фенетическая система.

Однако не всё так просто. Филогения тоже должна быть задействована в построении системы, но не как конечная цель или единственный законный метод, а как помощь в достижении главного – точного и глубокого отражения баланса сходств и различий между таксонами. И эта помощь, замечу, велика. Поскольку родство в определённой мере предопределяет сходство, генеалогия обладает прогностическими свойствами, и не воспользоваться этим её достоинством было бы неразумно. Конкретные способы введения генеалогии в процедуру построения системы – вопрос особый и не самый простой. Понятно, что отражение родственных отношений – не цель построения системы, а лишь один из способов её оптимизации.

А что же Любарский? По моему мнению, он, тонко уличив Этрена и его школу в двойственности взгляда, сам делит процесс развития систематики всего на два отрезка – донаучный и научный. Конечно, автор разбирает в деталях (зачастую необычайно интересных) деятельность всех персонажей истории науки и отмечает, что решающий шаг, сделанный Линнеем, вполне соответствует революции Кеплера–Ньютона. Таким образом, обеднённая система Линнея, в которой растение подменено его упрощённой («осязаемой») моделью, незаметно, без перехода обернулась самой научной (неантропоцентричной!) генеалогической системой. Разница между Ньютоном и Линнеем была практически не замечена, а ведь она огромна. Ньютонова редукция мира к математике и сегодня не оспаривается, она только углубляется и расширяется. Линнеева редукция, напротив, стала размываться, как только была создана и апробирована первая успешная система. Как это описывает сам Любарский, растению очень скоро вернули цвет, а затем запах и вкус, а у животных их, по существу, никто никогда и не отнимал. Но важнее другое. И Кеплер, и Ньютон, и учёные следующих поколений нисколько не сомневались в значении произведённой редукции, прославляли её и экспортировали, часто весьма успешно, в другие области знания. Линней же сам стеснялся своего революционного шага, называя созданную им систему искусственной и считая её временной, подлежащей замене на естественную.

Самое же удивительное, что, резко отделяя Линнея от народной, донаучной систематики, Любарский не заметил, что его герой остался столь же антропоцентричным и приверженным правилу «различай разное и объединяй сходное», как и его предшественники, а до генеалогической систематики оставалось ещё без малого 200 лет. А ведь приверженность Линнея методу различения разного и соединения сходного была, похоже, не только истовой, но и глубоко продуманной. Об этом говорит его знаменитый совет: «То, что в одном роде важно для установления рода, в другом – вообще не имеет значения. Знай: признак не определяет род, но род – признак. Признак вытекает из рода, а не род из признака. При-

знак существует не для того, чтобы учредить род, а для того, чтобы его познать [опознать – *A.P.*]» (Линней 1989). Это значит, что некая группа сначала очерчивается, пусть предварительно и неточно, но по каким-то естественным границам, и лишь затем выявляются её диагностические признаки. Здесь легко опознаётся методология народной таксономии, ведь для неё «мир членится на естественные сгустки...» (с. 498), между которыми и нужно проводить границы. Именно поэтому, пытаясь выявить суть методологии традиционной систематики и имея в виду традиции народной таксономии, освоенные и развитые Линнеем и последующими, в том числе последарвинскими поколениями систематиков, я первоначально обозначил эту экспликацию как «традистика» (Расницын 1992, с. 180]. Название не понравилось и было заменено на ещё более сомнительное «филистика» (Rasnitsyn 1996, р. 24). Но затем провал в памяти был исправлен и восстановлено давнее определение метода с той же основой и теми же аллюзиями, но более благозвучное – филетическая систематика (или филетика) (Пономаренко, Расницын 1971, с. 6).



Повторю ещё раз, очерк Г.Ю.Любарского необычайно интересен, информативен и провокативен, однако целиком принять его концепцию трудно. Представляется, что эволюция таксономической мысли была далека от прямолинейности и что познавательный потенциал традиционных подходов (которые, напомним, опираются на принцип «различай разное и объединяй сходное», но не чураются и филогении как дополнительного метода, позволяющего оценить тотальный баланс сходств и различий) отнюдь не поколеблен. Исторически оправдавшая себя методология, опирающаяся на сочетание современных и традиционных способов исследования, остаётся основным инструментом познания биологического разнообразия. Без чего разумное и безопасное взаимодействие человека с окружающим миром просто невозможно.

Л и т е р а т у р а

- Абрамсон Н.И. 2013. Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию // *Тр. Зоол. ин-та РАН*, прил. 2: 219-229.
- Дарвин Ч. 1991. *Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь*. СПб.: 1-540.
- Линней К. 1989. *Философия ботаники*. М.: 1-456.
- Любищев А.А. 1982. *Проблемы формы, систематики и эволюции организмов*. М.: 1-277.
- Майр Э. 1947. *Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога*. М.: 1-504.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. 2011. *Биологическая систематика: эволюция идей*. М.: 1-667.
- Пономаренко АГ, Расницын АП. 1971. О фенетической и филогенетической системах // *Зоол. журн.* **50**, 1: 5-14.
- Расницын А.П. 1992. Принципы филогенетики и систематики // *Журн. общ. биол.* **53**, 2: 172-185.
- Расницын А.П. 2006. Летопись и кладограмма // *Эволюция биосферы и биоразнообразие*. М.: 39-48.

- Расницын А.П. 2008. Теоретические основы эволюционной биологии // *Введение в палеонтомологию*. М.: 6-79.
- Расницын А.П. 2010. Молекулярная филогенетика, морфологическая кладистика и ископаемые // *Энтомолог. обзор*. **89**, 1: 85-132.
- Atran S. 1990. *The cognitive foundations of natural history: Towards an anthropology of science*. New York.
- Atran S. 1998. Folk biology and the anthropology of science: cognitive universals and cultural particulars // *Behav. Brain Sci.* **21**, 4: 547-609.
- Berlin B. 1992. *Ethnobiological classification: Principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton.
- Rasnitsyn A.P. 1996. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature // *Contributions to Zoology* **66**, 1: 3-41.
- Rasnitsyn A.P. 2000. Testing cladograms by fossil record: the ghost range test // *Contributions to Zoology* **69**, 4: 251-258.



ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал 2024, Том 33, Экспресс-выпуск **2391**: 646-654

Два подхода к эволюции биосферы: физический и информационный

В.Ф.Левченко

Владимир Фёдорович Левченко. Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М.Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: lew@lew.spb.org

Второе издание. Первая публикация в 2021*

Физическая эволюция биосферы

Ранее автором была предложена гипотеза физической эволюции биосферы, в рамках которой обсуждалась взаимосвязь между энергетическим потоком через биосферу и биологической эволюцией (Левченко 2012; Early Biosphere... 2012). При всех её недостатках, обусловленных ориентировочным характером числовых оценок и неполнотой палеонтологических и палеоэкологических данных, в её рамках удаётся непротиворечивым образом связать изменения в энергетике надорганизменных систем – экосистем и биосферы – с воздействием внешних факторов, описать общие особенности физической эволюции биосферы, рассматриваемой как единая живая система, а также объяснить некоторые общие закономерности биологической эволюции.

В рамках этой гипотезы физическая эволюция биосферы объясняется как следствие в первую очередь внешних факторов, а именно – астрофизических, причём двух типов: 1) факторов масштаба Галактики, влияющих на геологические процессы и газоотделение CO₂ из недр Земли

* Левченко В.Ф. 2021. Два подхода к эволюции биосферы: физический и информационный // *Метод* **11**: 108-118.

с периодом около 200 млн лет; 2) факторов масштаба Солнечной системы, вызывающих уменьшение инсоляции и климатические изменения на Земле каждые несколько десятков тысяч лет.

Воздействие этих факторов приводит в итоге к увеличению потока энергии через биосферу вследствие отбора и появления продуцентов, более эффективно использующих поток солнечной энергии, попадающий на Землю. В результате за время фанерозоя энергетический поток через наземные растительные сообщества возрос примерно на два порядка вследствие возрастания их фотосинтетического индекса (см. рис. 1), возникли новые экосистемы и биогеоценозы, что не могло не сказаться самым существенным образом на многих особенностях появившихся в этот период организмов.

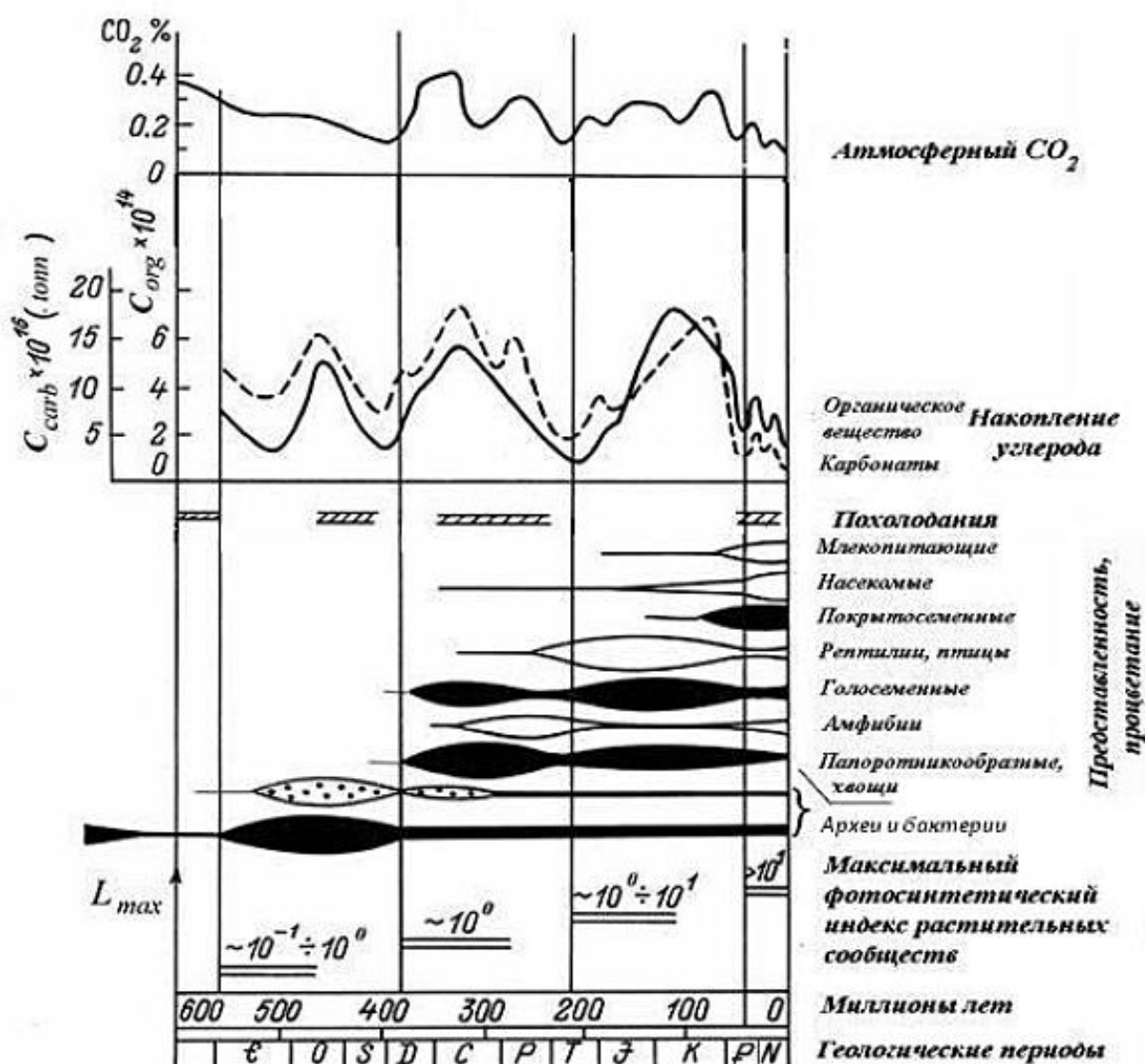


Рис. 1. Некоторые черты развития биосферы в фанерозое до антропогена: изменение температуры, концентрации атмосферного CO₂, темпов образования органики и накопления карбонатов, интенсивность фотосинтеза и развитие крупных таксонов наземных организмов. Ширина зон характеризует представленность разных макротаксонов (относительную распространённость, видовое разнообразие), масштаб условный и не отражает числовых отношений, построение упрощённое (по: Левченко 2012)

Экологические кризисы вызывали адаптивные изменения биосферы в ответ на внешние воздействия, поэтому, хотя роль кризисов в биологической эволюции высока, они не определяют наиболее общие тенденции эволюции биосферы как целого (Бродский 2006; Будыко 1982; Levchenko 1997).

C_{carb} – суммарная масса CO_2 , погребённого в фанерозойских осадочных толщах континентов (косвенно характеризует газоотделение углекислоты из недр Земли) и C_{org} – масса погребённого органического углерода – даны в тоннах. Для L_{max} – максимального фотосинтетического индекса растительных сообществ приведены экстраполяции, основанные на аналогиях со сходными современными экосистемами. Циклы примерно 200 млн лет близки к периоду обращения Солнечной системы вокруг центра Галактики.

Все эти данные подтолкнули автора к тому, чтобы рассмотреть и некоторые иные эволюционные изменения в истории биосферы (Левченко 2012). Кроме ставшего уже привычным изучения изменений её строения и видового состава интересно было бы рассмотреть изменения в её функционировании и взаимосвязанное с этим развитие информационного обмена внутри неё (Левченко 2020).

Эволюция жизни и развитие информационного обмена в биосфере

Биологическая эволюция началась более 3 млрд лет назад. Тогда же возникла и биосфера – целостная биологическая система надорганизменного уровня, «стремящаяся» удерживать условия среды на планете в некотором диапазоне, своего рода внутренний гомеостазис. Вся эволюция биосферы сопряжена с биологической эволюцией, то есть с возникновением, жизнедеятельностью и вымиранием различных видовых популяций, которые в каждый момент истории были приспособлены к той или иной среде, предоставляемой биосферой, но в то же самое время формировали и изменяли её особенности (Maturana, Varela 1980; Левченко, Старобогатов 1994). «Плётка жизни» увеличивалась в объёме и захватывала в свой круговорот всё большее количество планетарного вещества, развивались системы биосферного гомеостазиса, возрастало потребление энергии (главным образом солнечной) и различных не самовозобновляемых ресурсов среды. Поэтому геосферы планеты необратимо изменялись (Вернадский 1960; Lovelock 1991). Около 1.5-2 млрд лет назад сформировалась термодинамически неравновесная кислородная атмосфера, которая с тех пор постоянно поддерживалась и поддерживается за счёт внешних по отношению к биосфере источников энергии, в первую очередь солнечной. Для промежутка времени фанерозоя «эволюцию неравновесности» биосферы можно продемонстрировать, рассмотрев увеличение фотосинтетического индекса наземных растительных

сообществ, которое привело к очень существенному их усложнению, о чём уже шла речь выше.

Разумеется, особенности биологической эволюции и эволюции биосферы могут рассматриваться в различных аспектах, например с позиций традиционной биологии, с точки зрения биоценологии и т.д. На взгляд автора, при всей важности таких исследований упускается из виду крайне важное обобщение, сделанное ещё В.И.Вернадским и позднее Дж. Лавлоком, а именно – что биосфера представляет собой единую живую надорганизменную систему, своего рода суверенный живой организм, живущий и развивающийся по своим законам и включающий в себя не только «плёнку жизни», но и участвующие в его метаболизме неживые структуры планеты.

Эволюция биосферы может обсуждаться и с информационной точки зрения, поскольку у всех живых организмов имеется генетическая память. В процессе эволюции происходит передача (с искажениями) генетической информации между организмами разных поколений, происходит обмен организмами между разными частями биосферы и, следовательно, обмен генетической информацией. Биосфера так же, как и отдельные организмы, «помнит» своё прошлое. Это не только генетическая память организмов биосферы, её составляющих, но и «память среды», то есть необратимые изменения в геосферах планеты, происходящие в процессе биосферного метаболизма и планетарной эволюции. Они, очевидно, влияли и продолжают влиять на ход эволюционных процессов.

Развитие человеческой цивилизации связано с появлением вида *Homo sapiens*, представители которого обладают развитой нервной системой и, главное, овладели новыми способами передачи важной для выживания информации как между поколениями, так и между одновременно живущими представителями человеческой популяции. Это стало возможным после возникновения абстрактного мышления, второй сигнальной системы и языковых средств коммуникации. В итоге каждый человек получил возможность использовать в своей жизни индивидуальный опыт множества других людей, причём не только своих современников, но и людей прошлого. Разумеется, при этом от человека человеку передаётся не просто совокупность сведений о конкретных событиях и объектах окружающей среды, а чаще всего обобщённый средствами мышления и языка опыт, включающий в себя всевозможные полезные для выживания навыки, в том числе и те, которые подразумевают использование приспособлений и технических средств.

Хорошо известно, что такие «достижения» нервной системы, как возможность использования чужого индивидуального опыта через наблюдение, подражание и обучение, передача актуальной ситуативной информации, например об опасности, а также различные способы комму-

никации, существовали и существуют не только у человека. Многие виды высших, особенно социальных животных в той или иной степени владеют этими средствами, используют для общения средства звуковой и запаховой коммуникации, различные формы демонстраций, и это способствует их успешному выживанию. Однако только в случае человека, как показывает вся история развития человечества, упомянутый обобщённый опыт, важнейшие навыки постепенно накапливаются в человеческой популяции в течение её истории, несмотря на некоторые исключения, которые могут быть связаны с исчезновением носителей опыта, в том числе из-за вымирания по тем или иным причинам отдельных сообществ.

У животных накопление такого опыта не происходит, а то немногое, что известно стае и передаётся от поколения к поколению, касается главным образом конкретных условий обитания. Весьма часто при этом главным носителем опыта выступает стайная «элита» (Дольник 1994).

У архаичных и древних культур передача и накопление опыта происходят в результате обучения, во многом основанного на запоминании того, что передано и получено посредством речи. После же появления письменности – это ещё книги и библиотеки. Умение использовать одежду, строить жилища, обладание другими навыками, помогающими существовать в таких условиях среды, для которых биологически человек не приспособлен, – всё это следствие того, что существуют культурное наследие, а также «культурная трансмиссия» негенетической информации в виде так называемых мемов (Dawkins 1976; Броди 2001). Мемы могут создаваться, сохраняться, быть передаваемыми и принятыми только живыми существами, имеющими абстрактное мышление и живущими в едином информационном социуме, то есть – людьми.

Ход эволюции жизни на Земле можно описать как постепенное обучение живого способам эксплуатации среды (Яблоков, Левченко, Керженцев 2018; Kull 2018]. Понимая «обучение» в широком, эволюционном смысле, можно сказать, что оно возможно не только при наличии нервной системы и в онтогенезе, но и на основе использования иных механизмов памяти, в частности генетической памяти. Действительно, в результате естественного отбора происходит своеобразное обучение на популяционном уровне, поскольку при этом выявляется и сохраняется в поколениях существенная для выживания в некоей среде генетическая информация. Наличие нервной системы позволяет использовать ещё и собственный, а не только популяционный опыт, иными словами, позволяет дополнительно обучаться в течение жизни. У социальных животных, обменивающихся информационными сообщениями, появляется дополнительная возможность обучения на основе использования результатов чужого индивидуального опыта. Венцом эволюции в этом направлении стал человек, который хранит и накапливает в виде куль-

турного наследия результаты индивидуального опыта и мыслительной деятельности многих когда-либо живших и живущих членов человеческой популяции. В этом контексте культурное наследие этноса, сохраняемое теми или иными способами, отражает последствия обучения (в широком смысле этого слова) данного этноса окружающей природно-социальной средой.

Таким образом, каждый принципиально новый этап эволюции жизни на планете сопряжён с началом использования новых способов передачи, хранения и использования информации. То, как значимая для планетарной жизни информация хранится, передаётся и используется, непосредственно влияет на весь ход эволюции живого, предопределяет её основные этапы.

Условно упомянутые особенности эволюции изображены на рисунке 2. Там же показан переход к новейшему этапу эволюции – техносферной эволюции, – для которого характерно использование не только новых, связанных со спецификой биологии вида *Homo sapiens* механизмов памяти и обмена информацией, но и специально изобретённых, нефизиологических средств запоминания массивов данных, то есть библиотек.

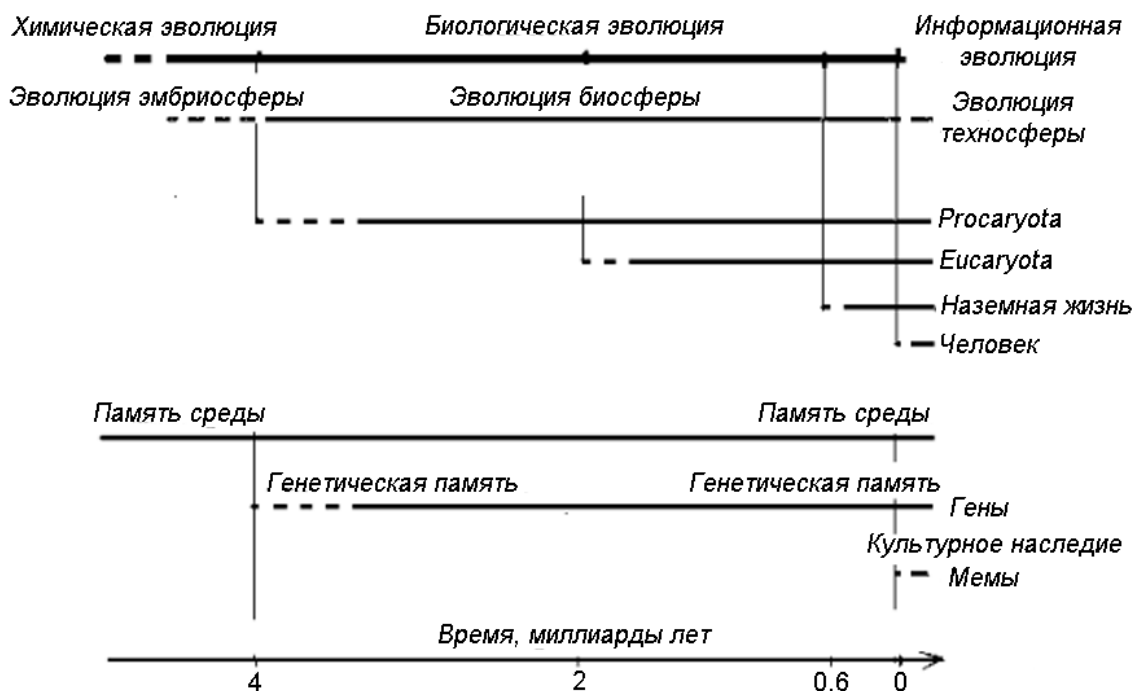


Рис. 2. Сопоставление различных эволюционных процессов, происходящих на планете, в связи с появлением и развитием различных механизмов памяти (по: Левченко 2012)

Сверху на рисунке 2: этапы предбиологической и биологической эволюции в контексте традиционных естественных наук – химическая, биологическая, информационная. Ниже: те же этапы с позиций биоценологии и наук о геосферах и биосфере – эволюция эмбриосферы (предбиосферы – Левченко 2012; Левченко 2020), эволюция биосферы, появление и эволюция техносферы (а также ноосферы – Вернадский 1960). Для

сопоставления показано время появления некоторых главных «творцов биосферы»: прокариот, эукариот, развитых наземных форм жизни, человека. Внизу: три типа памяти, которые предопределяли эволюцию жизни на планете, – «память среды», то есть память абиотических компонентов биосферы (существует в течение всей истории планеты); генетическая память (её появление сопряжено с возникновением архей и прокариот – первых организменных форм жизни); культурное наследие в виде мемов, как следствие появления второй сигнальной системы и человеческой памяти, сохраняющей и накапливающей популяционный опыт вида *Homo sapiens*. В самом низу рисунка указано геологическое время в миллиардах лет.

Накопленные знания и навыки позволяют на этом этапе широко применять технические приспособления, которые помогают активно использовать дополнительные, не известные другим животным источники энергии (например, ископаемые), создавать локально комфортные для жизни и разных видов деятельности условия среды (жилища и специализированные постройки) и т.п. Важно упомянуть также и о создании человеком агроценозов, необходимых для обеспечения людей питанием, но требующих постоянного контроля и ухода. Фактически постепенно возникает новый тип функционально-пространственных надорганизменных систем: природно-хозяйственных систем или биотехноценозов. Социум не может существовать без них, но и они не могут самостоятельно существовать и развиваться без участия человека (Русак 2016).

В этом контексте человек превращается из биологического существа в нечто, подобное биомашине, у которой «биологическая начинка» снабжена и (или) пользуется множеством средств, являющихся усилителями физиологических возможностей. Это, например, приспособления, позволяющие более эффективно эксплуатировать окружающую среду, медицинские препараты, протезы, компенсирующие недостаточность функций естественных физиологических механизмов, средства защиты от неблагоприятных условий – одежда, жилища, – а также усилители возможностей мозга – библиотеки, компьютеры и т.п. При таком подходе следует обсуждать уже не эволюцию человека, а эволюцию связанных информационным обменом разумных биомеханизмов, принадлежащих к виду «*Homo mechanicus*», или, если использовать традиционную для биологии латынь, – «*Homo machinalis*». Нет нужды предполагать, что такое возможно где-то в фантастическом будущем, населённом супер-биороботами; будущее уже наступило, причём довольно давно, но мы – люди, слишком занятые собственными делами, – не слишком хорошо это осознали.

Попытки рассмотрения эволюции технических средств, в частности транспортных, уже предпринимались, причём было показано, что для них, как ни удивительно, наблюдается ряд известных эволюционных

закономерностей. Например, переход от цепной передачи к карданному валу может рассматриваться как ароморфоз, а дальнейшие усовершенствования этого механизма передачи вращательного движения – как идиоадаптации. Такого рода эволюционные закономерности характерны для эволюции технологий, техники, всей техносферы (Меншуткин 1995; Меншуткин, Наточин, Черниговская 1992; Plyin 2020).



К сожалению, общая теория эволюции биосферы, в которой закономерно появляется *Homo machinalis*, находится ещё только в процессе создания, и это – достойная научная задача для учёных нового времени (Plyin 2020). Критическое обсуждение общей картины строения и функционирования (морфологии и физиологии) живого планеты и основных путей её многоуровневой эволюции, приведших к почти полностью замкнутому (до антропоцена) самоподдерживающемуся биосферному круговороту вещества, покажет, насколько предлагаемая картина адекватна (Левченко 2012, 2020). Эти теоретические исследования направлены также на поиск путей и направлений перехода к управляемой эволюции биосферы. Управляемая эволюция – процесс поддержания жизнеобеспечивающей способности биосферы путём управления деятельностью человека, как «геологической силы», влияющей на природные процессы, – становится важнейшей областью созидательной работы человечества. Она должна идти как в гуманитарном, так и в естественно-научном направлениях, и целью её является сохранение жизнеобеспечивающих свойств биосферы (Яблоков, Левченко, Керженцев 2018).

Л и т е р а т у р а

- Броди Р. 2001. *Психические вирусы*. М.: 1-192.
- Бродский А.К. 2006. *Общая экология*. М.: 1-254.
- Будыко М.И. 1982. *Изменения окружающей среды и смены последовательности фаун*. Л.: 1-78.
- Вернадский В.И. 1960. Биосфера. I-II // В.И.Вернадский. *Избр. соч.* М., 5: 5-102.
- Дольник В.Р. 1994. *Непослушное дитя биосферы. Беседы о человеке в компании птиц и зверей*. М.: 1-208.
- Левченко В.Ф. 2012. *Биосфера: этапы жизни (эволюция частей и целого)*. СПб.: 1-264.
- Левченко В.Ф. 2020. *Эволюционная биосферология*. СПб.: 1-150.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1994. Авторегулируемая эволюция биосферы // *Динамика разнообразия органического мира во времени и пространстве*. СПб.: 30-32.
- Меншуткин В.В. 1995. Аналогия закономерностей биологической и технической эволюции // *Теоретические проблемы экологии и эволюции: 2-е Люблинские чтения*. Тольятти: 67-72.
- Меншуткин В.В., Наточин Ю.В., Черниговская Т.В. 1992. Общие черты эволюции функциональных гомеостатических и информационных систем // *Журн. эвол. биохим. и физиол.* 6: 623-636.
- Русак О.Н. 2016. *Безопасность жизнедеятельности. История. Теория. Практика. Концептуальные аспекты*. СПб.: 1-88.
- Яблоков А.В., Левченко В.Ф., Керженцев А.С. 2018. *Очерки биосферологии*. СПб.: 1-150.
- Dawkins R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford Univ. Press: 1-224.

- Early Biosphere: Origin and Evolution*. 2012. London: 1-32. DOI: 10.5772/35301.
- Ilyin M. 2020. Emergence and advancement of basic human capacities // *Linguistic Frontiers* **3**, 2: 3-20.
- Kull K. 2018. Choosing and learning: semiosis means choice // *Sign Systems Studies* **46**, 4: 452-466.
- Levchenko V.F. 1997. Ecological crises as ordinary evolutionary events canalised by the biosphere // *Intern. J. Computing Anticipatory Systems* **1**: 105-117.
- Lovelock J.E. 1991. *Gaia: the practical science of planetary medicine*. London: 1-192.
- Maturana H., Varela F. 1980. *Autopoiesis and Cognition*. Dordrecht: 1-142.



ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал 2024, Том 33, Экспресс-выпуск **2391**: 654-669

Популяционная экология и прогрессивная эволюция

А.С.Северцов

Алексей Сергеевич Северцов. Кафедра биологической эволюции, биологический факультет, Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Москва, Россия.
E-mail: asevertsov@yadex.ru

Второе издание. Первая публикация в 2009*

14 ноября 1859 вышла в свет главная книга Ч.Дарвина «Происхождение видов путём естественного отбора или сохранение благоприятствуемых разновидностей в борьбе за жизнь». Четвёртая глава этой книги целиком посвящена естественному отбору. Однако в ней нет ни одного наблюдения этого явления, только косвенные обоснования его существования и значения, как основной движущей силы эволюции. Первое наблюдение действия естественного отбора появилось только в 1898 году. Уэлдон описал дифференциальную выживаемость крабов *Carcinus menas* в гавани Плимута в зависимости от ширины их панциря, точнее от засорения жабр известковой взвесью, приносимой впадающей в гавань речкой. До сих пор прямые наблюдения естественного отбора, такие как промышленный меланизм у берёзовой пяденицы *Biston betularia* в Британии или сезонная динамика полиморфизма у сухопутных лесных улиток *Cerpea nemoralis* единичны. Это не случайно. Естественный отбор не поддаётся непосредственному наблюдению. «Переживание наиболее приспособленных» — это ситуация, при которой с организмом ничего не происходит. Он родился, вырос, никто его не съел, ничем он не болел, получал достаточно пищи и других ресурсов, а его репродуктивный успех был не ниже среднего для популяции.

* Северцов А.С. 2009. Популяционная экология и прогрессивная эволюция // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 23*. 4: 5-14.

Существуют только косвенные методы изучения естественного отбора: моделирование в эксперименте или в компьютере; сравнительный анализ приспособлений в разных популяциях одного вида или у близких видов; изучение факторов смертности и на этом основании реконструкция отбора. Последний подход наиболее близок к непосредственному наблюдению. В большинстве эволюционных исследований, особенно в макроэволюционных, естественный отбор только подразумевается. Регистрируются адаптивные и коррелятивные изменения организации.

Исторически сложились два основных подхода к изучению микроэволюции: генетический, получивший в отечественной литературе название «Синтетическая теория эволюции» и эпигенетический, восходящий к работам Шмальгаузена и Уоддингтона. Подход, свойственный синтетической теории, основан на допущении, согласно которому гены однозначно определяют признаки фенотипа, а признаки фенотипа однозначно определяют относительную приспособленность организмов. При таком подходе можно не рассматривать онтогенез, а микроэволюцию трактовать как изменения частот аллелей в генофондах популяций под действием отбора, направленной миграции, изоляции и других факторов (см., например: Майр 1968, 1974; Тимофеев-Ресовский и др. 1977; Левонтин 1978; Dobzhansky 1970). Это допущение хорошо оправдывается в ряде лабораторных экспериментов на дрозофиле, которой, как и другим насекомым, свойственен жёстко детерминированный механизм морфогенеза. Оно же дало возможность разработать развитый математический аппарат популяционной генетики. При изучении процессов эволюции в природе этот подход практически неприменим потому, что даже у насекомых большинство признаков, имеющих адаптивное значение, полигенны. Поэтому в монографиях и статьях Майра, Добжанского, Гулда рассуждения о микроэволюции исключительно вербальные. Сказанное не отрицает значения генетической изменчивости как материала эволюции. Отбор работает только с генетической изменчивостью. Однако подход с точки зрения синтетической теории упрощает представления о механизме эволюции вплоть до искажения. К позвоночным животным с их регуляторным типом онтогенеза подход с позиций синтетической теории неприменим. Генетическую изменчивость фенотипов затушёвывает паратипическая изменчивость – пластичность фенотипических реакций на внешние воздействия в пределах генетически обусловленной нормы реакции. Каков вклад генетических особенностей организмов, и каков вклад паратипической изменчивости в их индивидуальные особенности, можно выяснить в эксперименте, но не в природе.

Шмальгаузен (Шмальгаузен 1946) первым сформулировал представление о роли пластичности фенотипа (нормы реакции) в микроэволюции. На изменения условий существования организмы реагируют в пре-

делах своей нормы реакции. Если среда меняется постепенно, в череде поколений происходит смещение нормы реакции через элиминацию особей, неспособных адаптироваться к происходящим изменениям, и естественного отбора тех, чья норма реакции позволяет адаптироваться к происходящим изменениям. При движущем отборе накапливается генетическая изменчивость, допускающая дальнейшее смещение нормы реакции и утрату её проявлений, адаптивных в прежних условиях существования. При стабилизирующем отборе фиксируется часть нормы реакции, адаптивная в данных условиях. В обоих случаях фенотипические изменения предшествуют генетическим. Шмальгаузен основывался на сравнительных данных. В одной части ареала вида изменчивость признака смещена относительно другой части ареала, либо диапазон её уменьшается и фиксировано определённое выражение признака. Уоддингтон (Waddington 1957) экспериментально доказал этот механизм эволюции. Тепловым шоком на куколках дрозофилы он вызывал прерывание поперечной жилки крыла имаго, и вёл отбор мух с этим нарушением. В результате была получена линия, у которой жилка отсутствовала и без применения теплового шока. Данные молекулярной генетики ещё не позволяют расшифровать механизм генокопирования адаптивных реакций фенотипа. На уровне классической генетики и эволюции онтогенеза подход эпигенетической теории подробно изложен Шишкиным (1984а,б; 1988).

Обзор фактов и точек зрения

Теория эпигенетической эволюции полностью подтверждается данными популяционной экологии млекопитающих и птиц. Экологическая ниша вида многомерна. На любую популяцию каждого вида действует множество факторов окружающей среды. Изучить действие каждого из них невозможно. В популяционной экологии обычно исследуют те из них, которые представляются наиболее существенными: влияние абиотических факторов, хищников, паразитов, межвидовой и внутривидовой конкуренции.

Катастрофические воздействия абиотических факторов, такие как извержения вулканов, селевые потоки, сильная гололедица и т.п., приводят к неизбежной элиминации и не имеют селективного значения. Более слабые воздействия вызывают гибель менее приспособленных и, тем самым, естественный отбор. Например, зимняя гибель молодых кабанов *Sus scrofa* в чернозёмной зоне центральной России часто вызывается их обморожениями (Царёв 2000). В колониях малых белых гусей *Anser caerulescens* на острове Врангеля распределение гнёзд зависит от условий весеннего таяния снега. Чем меньше площадь обтаявшей и обсохшей территории, тем меньше гусей могут на ней загнестись и тем плотнее гнездование. Однако, чем плотнее гнездование, тем лучше

гнезда защищены от нападений песцов *Alopex lagopus*, уничтожающих яйца гусей (Сыроечковский и др. 1996). Грозовой дождь или град вызывают гибель сеголеток бурых лягушек. Тяжёлые капли дождя травмируют мелких, длиной 8-10 мм, лягушат (Северцов 2008).

Хищники наносят постоянный ущерб популяциям своих жертв. Успешность их охоты зависит от индивидуальных особенностей и самих хищников, и их потенциальных жертв. Зимним троплением по следам показано, что только 20% нападений амурских тигров *Panthera tigris tigris* на кабанов оканчиваются убийством жертвы. Нападения на изюб-рей *Cervus elaphus xanthopygus* успешны на 30-38% (Матюшкин 1998). В африканской саванне было отслежено 905 атак гиеновых собак *Liacon pictus* на различных антилоп и зебр, успешными были 404 нападения (Creel, Creel 1995). На острове Врангеля песцы весной добывают сибирских *Lemmus sibiricus* и копытных *Dicrostonyx torquatus* леммингов из-под не успевших растаять сугробов. Успешными оказались 46% покопок песцов (Чернявский, Ткачёв 1982). Потенциальные жертвы защищаются не столько морфологическими, сколько поведенческими адаптациями в пределах своей нормы реакции. Чернохвостые зайцы *Lepus californicus* во время пастбы не отходят от своего убежища дальше 10 м (Longland 1991). Зебры *Equus burchelli* в африканской саванне стараются не приближаться к зарослям высокой травы, где могут прятаться охотящиеся львицы *Panthera leo* (Fischhoff *et al.* 2007). Обычно одиночные бразильские морские свинки *Cavia aperea* (Cassini 1991) и серые кенгуру *Macropus giganteus* (Banks 2001) объединяются в группы, что защищает их от нападений – «эффект множества глаз» и сигнализация об опасности. Показано, что тревожное поведение, как способ защиты от хищников, сокращает время на пастбу и ухудшает физиологическое состояние травоядных (Nodges, Sinclair 2003; Sundell *et al.* 2004; Creel *et al.* 2005; и др.).

Коадаптация хищников и их жертв не совершенна и не может быть совершенной. В противном случае перестали бы существовать цепи питания. В Африке из-под пресса хищников вышли только слоны *Loxodonta africana*. Молодь всех других травоядных, включая буйволов *Syn- cerus caffer*, доступна тем или иным видам хищников. В России и в Канаде волки и медведи уничтожают преимущественно лосят, оленят и старых лосей и оленей (Филонов 1989; Messier 1994; Singer *et al.* 1997; и др.) Избирательность охоты хищников в дикой природе подтверждается только косвенными, подчас ненадёжными данными. Трупы жертв утилизируют не только сами хищники, но и многочисленные падальщики, что не позволяет определить причины, по которым данное животное стало жертвой. Одним из косвенных методов выяснения причин гибели копытных от хищников служит определение процента жира в костном мозге трубчатых костей. Чем меньше жира, тем сильнее было истощено

животное, а бедренные и плечевые кости чаще и дольше сохраняются. Этим методом показано, что волки *Canis lupus* и пумы *Puma concolor* в США чаще уничтожают истощённых оленей (*Cervus elafus* и *Odocoileus hemionus*) (Husseman *et al.* 2003). Гну *Connochaetus taurinus*, убитые хищниками, были истощены, но слабее, чем погибшие от голода (Sinclair, Arcese 1995). Зайцы, отстрелянные охотниками, были в среднем более упитанными, чем ставшие жертвами хищников (Hodges *et al.* 2006). По-видимому, наиболее точные данные об избирательности хищничества были получены в результате экспериментальной охоты с борзыми на сайгаков *Sajga tatarica* (Соколов и др. 1990). Борзые – единственные охотничьи собаки, берущие добычу зубами, без помощи человека. В данном случае охота упрощённо имитировала охоту волков. Работа проводилась в Калмыкии на пике численности местной популяции сайгаков. Параллельно органы охотинспекции проводили отстрел с целью регуляции численности и изъятия больных животных. Борзыми было добыто 38 антилоп, отстреляно – 40. Все они были подвергнуты полному ветеринарному вскрытию. Выяснилось, что все 38 (100%) сайгаков, взятых борзыми, были больными. От патологий сердца, печени, лёгких до старых мышечных травм. Среди отстрелянных нездоровых было 33%.

Паразиты и болезни, от вирусных инфекций до гельминтозов – обычные компоненты экологических ниш птиц и млекопитающих. Лучше других изучены природно-очаговые болезни мелких млекопитающих, такие как туляремия, чума, пастереллез, клещевой энцефалит и др. В горных очагах заражённость чумой сурков-тарбаганов *Marmota sibirica* варьирует от 0.4 до 7.8%, гибель этих животных во время эпизоотий невысокая. Смертность даурских сусликов *Spermophilus dauricus*, напротив, может сократить численность колонии в 4-5 раз. Заражённость варьирует в зависимости от пола и возраста животных. Например, в локальном очаге туляремии в предгорьях Алтая у водяных полёвок *Arvicola amphibius* больше всего были заражены взрослые размножающиеся самки, меньше взрослые самцы и ещё меньше молодые полёвки (Кучерук 2006). Смертность зависит не только от тяжести заболевания, но и от того, что больные животные более доступны хищникам и более уязвимы по отношению к другим повреждающим факторам. В природном очаге губчатой энцефалопатии (коровьего бешенства) в Колорадо этой болезнью страдают три вида оленей: *Cervus elafus*, *Odocoileus hemionus*, и *O. virginianus*. Больные олени чаще становятся жертвами охотников и столкновений с автомобилями. Под колёсами чаще гибнут животные на поздних стадиях болезни (Krumm *et al.* 2005). В восточной Монголии во время эпизоотии пастереллеза у полёвки Брандта *Microtus brandti* средняя заражённость составляла около 10% численности популяции. В биотопах с высокой плотностью населения заражённость достигала 60%. На дневной поверхности всех больных зверьков уничтожали пернатые

и четвероногие хищники (Кучерук 2006). Заражённость граусов *Lagopus lagopus scoticus* нематодой *Trichostrongylus tenius* облегчает добычу этих куропадок хищниками. Жертвами становятся ослабленные птицы, но не максимально инвазированные (Hudson *et al.* 1992).

Межвидовую конкуренцию обычно подразделяют на интерференцию – антагонистические отношения особей разных видов, и эксплуатационную конкуренцию за те или иные ограниченные ресурсы. Оба эти типа конкуренции не учитывают пассивной конкуренции (Шмальгаузен 1968) за избежание опасности со стороны хищников, разной устойчивости к абиотическим факторам или к паразитам. Пассивная конкуренция составляет существенную долю и межвидовых, и внутривидовых конкурентных отношений.

Примерами интерференции могут служить отношения амурского тигра и волка. С занимаемой тигром территории он изгоняет волков, а может быть и уничтожает их (Матюшкин 1998). Когда выводки лебедей сходят на воду, взрослые лебеди не терпят на своей территории никаких других водоплавающих птиц. Описаны попытки убийства лебедями гусей (Гуртовая 2000). Интерференция и эксплуатационная конкуренция подчас трудно различимы. На севере Скандинавии на фоне потепления климата сократилась численность песцов и увеличилась численность лисиц *Vulpes vulpes*. Однако искусственное сокращение численности лисиц привело к увеличению численности песцов (Tunnerfeldt *et al.* 2002). В Африке индивидуальные участки гепардов *Acinonyx jubatus* ассоциированы друг с другом, но не с участками львов или гиен. Выяснилось, что территориальное разобщение вызвано не интерференцией, а клептопаразитизмом. И львы, и гиены отнимают добычу у более слабых гепардов (Durant 1998).

Межвидовая конкуренция ярко выражена при интродукции или спонтанных инвазиях чужеродных видов в сложившиеся экосистемы. Вселенцы либо теснят аборигенов, либо более конкурентоспособные аборигены не допускают инвазии. Так, в 1950-1970-х годах до осолонения Аральского моря производились неоднократные попытки обогащения его фауны с целью увеличения промысла рыбы. Были интродуцированы 23 вида рыб и 16 видов беспозвоночных для обеспечения их кормовой базы. Натурализовалось 11-12 видов рыб и 8 видов беспозвоночных. Сократилась численность аборигенных видов рыб (Андреев 1999). Однако во многих случаях в сформировавшихся коадаптированных сообществах не удаётся обнаружить ни эксплуатационную конкуренцию, ни интерференцию (Ивантер, Макаров 2001; Nadjafzadeh, Neyman 2008; и др.). Противоречивость фактических данных привела к противоречиям в обобщениях. С одной стороны, существуют объяснения отсутствия межвидовой конкуренции либо тем, что близкие виды изначально, в силу различий путей их формирования занимают разные экологические ниши

(Lack 1971), либо тем, что межвидовая конкуренция прекратилась потому, что в прошлом она привела к дивергенции и расхождению видов в разные ниши (Connell 1980). С другой стороны, считается, что именно межвидовая конкуренция ограничивает реализованную экологическую нишу вида по сравнению с фундаментальной (см., например: Бигон и др. 1989).

В макроэволюционных исследованиях межвидовой конкуренции традиционно придаётся очень большое значение. Дарвин сформулировал представление, согласно которому вымирание является следствием победы в конкуренции более приспособленных потомков над их менее приспособленными предками. Этот подход был развит В.О.Ковалевским в концепции инадаптивной эволюции. Например, более прогрессивные Carnivora вытеснили Creodontia, зубная система которых функционировала хуже, чем у современных хищных млекопитающих. Аналогично, биологический регресс лошадей и прогресс жвачных парнокопытных объясняется тем, что последние приобрели сложный желудок, давший им преимущество по питанию и затратам времени на пастбу (Северцов 1951). Судя по филогенетическим публикациям (Татаринов 1976; Воробьёва 1992; Курочкин 2006; и др.), частные адаптивные изменения, повышающие конкурентоспособность, постепенно накапливаются по мере филогенеза. Их совокупность и приводит к вытеснению более примитивных форм более прогрессивными. Вероятно, этот механизм действовал и в антропогенезе.

Согласно Дарвину, «внутривидовая конкуренция наиболее остра и упорна». Это суждение основано на логическом построении: чем больше сходство между организмами, тем больше параметров среды, за которые они конкурируют. Однако по мере развития экологии и этологии были выявлены разнообразные механизмы, смягчающие внутривидовую конкуренцию. Таковы иерархические отношения особей, ритуализованная агрессия, груминг, сигнализация об опасности и т.п. Для объяснения эволюционного механизма формирования такого альтруистического поведения были предложены модель отбора сородичей и модель реципрокного альтруизма. Обе они предполагают существование «генов альтруизма». Этот термин скорее метафора, хотя альтруистическое, как и агрессивное поведение в своей основе – врождённые. Модель отбора сородичей предполагает, что особь, заметившая хищника и подавшая сигнал тревоги, тем самым демонстрирует себя хищнику и становится его добычей. Она жертвует собой ради спасения соплеменников. Однако её сородичи: братья, сестры, племянники и т.п. выживают, то есть проходят естественный отбор и передают гены альтруизма следующим поколениям. Эта модель хорошо работает на базе соответствующей компьютерной программы, но она очень далека от реальности. Во-первых, особь, подавшая сигнал опасности, первой же и прячется в нору, убегает, уле-

тает или принимает участие в обороне. Объём журнальной статьи не позволяет даже перечислить многообразие реакций на опасность и многообразие сигналов опасности. Во-вторых, эта модель не объясняет происхождения сигнализации об опасности. Она может претендовать только на механизм поддержания уже развитой сигнализации. Модель реципрокного альтруизма призвана объяснить существование ритуализованной агрессии, такой как позы подчинения у хищников или турнирные бои за самку у копытных. Модель подразумевает отсроченное вознаграждение за альтруистическое поведение: «я тебя не загрызу (или не забодаю), пока ты мал и слаб, а ты меня не загрызёшь (или не забодаешь), когда я буду стар и слаб». В природе всё происходит иначе. Смена доминантов у животных, ведущих групповой образ жизни в группах, устроенных по иерархическому принципу, основана на соотношении физиологического состояния доминирующей особи и претендентов на доминирование в группе. Обычно смена происходит в результате старения доминанта. Его принудительно, но не убивая, а изгоняя, сменяет либо субдоминант, либо наиболее сильный претендент из числа холостяков, образующих группы, независимые от групп, в которых идёт размножение. Обе модели не объясняют ни существования поведенческой иерархии, ни территориальности, ни груминга.

Альтруистическое поведение меняет последствия внутривидовой конкуренции. Конкуренция за обладание индивидуальным участком у территориальных видов, за положение в иерархии у видов, ведущих групповой образ жизни, за участие в размножении и т.д. редко, как исключение, ведёт к гибели конкурентов. Обычные её следствия: устранение от размножения или/и уменьшение репродуктивного успеха. Обычно проигрыш во внутривидовой конкуренции обусловлен возрастными изменениями в сочетании со стресс-реакцией на напряжённость и продолжительность конфликтов. Примером крайнего выражения такой напряжённости может служить смертность молодых крапчатых сусликов *Spermophilus suslikus* во время весеннего размножения. Брачный сезон у этого вида начинается сразу после пробуждения от зимней спячки. Суслики после неё истощены. Молодые зверьки ещё сильнее истощаются в попытках принять участие в размножении, забиваются обратно в норы, там засыпают и многие из них умирают во сне (Лобков 1991). Проигрыш в репродуктивном успехе наглядно показан на рыжих полёвках *Myodes glareolus* на Урале (Мамина, Жигальский 2006). На пике численности популяции у 50% самцов обнаружено аномальное строение сперматозоидов. Во время депрессии численности таких самцов всего 10%.

Эволюционный механизм понижения напряжённости внутривидовой конкуренции был вскрыт С.А.Северцовым (1951). Высокая смертность от совокупности элиминирующих факторов: абиотических, хищников, паразитов и др., понижает численность и плотность населения,

ослабляя внутривидовую конкуренцию. На подъёме и пике численности конкуренция обостряется, что ухудшает физиологическое состояние организмов и экспонирует их действию элиминирующих биогеоценотических факторов. В этой ситуации естественный отбор благоприятствует любым признакам, смягчающим напряжённость внутривидовых отношений. С.А.Северцов назвал подобные адаптации конгруэнциями – межорганизменными корреляциями. Примерами конгруэнций могут служить забота о потомстве, турнирные бои в период размножения у оленей и антилоп, калкан у кабанов, защищающий самцов от клыков соперников, и т.п. Затем Шилов (1997 и др.) расширил представления С.А.Северцова, сформулировав концепцию популяционного гомеостаза. В эту концепцию он включил все проявления альтруистического поведения птиц и млекопитающих, поддерживающие устойчивость популяций в окружающей среде.

Из приведённого краткого обзора факторов, влияющих на численность и состав популяций позвоночных животных, видно, что все они действуют совместно и одновременно. Меняется только интенсивность действия того или иного фактора в зависимости от состояния экосистемы и фазы динамики численности популяции. Естественный отбор, осуществляемый всей совокупностью средовых и внутривидовых воздействий на каждый организм, очень интенсивен. Численность выживших, то есть прошедших отбор организмов, составляющих размножающуюся – эффективную часть популяции, во много раз меньше её общей численности, включающей неполовозрелых и неразмножающихся животных. Достаточно напомнить расчёт, сделанный Дарвином: если бы потомство пары слонов не гибло, то за 740-750 лет оно составило бы 19 миллионов.

Высокая интенсивность отбора не означает его высокой эффективности. Эволюция видов диких животных происходит несравнимо медленнее, чем эволюция в экспериментах или при производственной селекции. Существуют две основные причины низкой эффективности естественного отбора: низкая наследуемость большинства признаков, определяющих приспособленность, и противодействие друг другу многочисленных разнонаправленных векторов отбора. Физиологические и поведенческие признаки, обуславливающие как гибель или устранение от размножения, так и выживание, и участие в размножении – это признаки с широкой нормой реакции и, соответственно, с низкой наследуемостью. Мне не удалось найти данных о наследуемости таких признаков у диких млекопитающих. Наследуемость хозяйственно важных признаков у домашнего скота $h^2 = 0.3-0.4$ (Мациевский, Земба 1988). 30-40% и даже 45% вероятность воспроизведения у потомков тех или иных признаков их родителей обеспечивает эффективный искусственный отбор при контролируемых скрещиваниях по отбираемому признаку. В при-

роде приспособленность оценивается не по одному признаку, а по всей их совокупности в течение всего онтогенеза. Вклад в неё каждого признака невелик и, главное, ситуационен. Он меняется по ходу онтогенеза в зависимости от фазы динамики численности и состояния окружающей среды.

Разнонаправленные векторы движущего естественного отбора, каждый из которых по отдельности мог бы привести к изменению признаков организма, противодействуют друг другу. Усиление отбора в том или ином направлении приводит к усилению отбора в противоположном направлении. В результате в популяциях поддерживается контрбаланс векторов движущего отбора, препятствующий прогрессивной эволюции и создающий основу для стабилизирующего отбора (Северцов 2008). Продолжительность эволюционного стазиса, то есть существования вида в фенотипически неизменном состоянии, у третичных млекопитающих составила 0.3-0.7 млн лет (Gingerich 1976). Таким образом, в условиях, в которых популяции и виды не подвергаются воздействиям, выходящим за пределы их экологического пессимума, естественный отбор постоянно интенсивен, но как фактор прогрессивной эволюции очень мало эффективен.

Эволюционный стазис сменяется прогрессивной эволюцией во время экологических кризисов, как глобальных, так и локальных. Когда вымирание видов происходит быстрее, чем видообразование, разрушаются экосистемы, сформировавшиеся в результате предшествовавшей эволюции. Освобождаются ресурсы, которые раньше использовали вымершие таксоны, возникают новые экологические ниши. Отечественные палеонтологи (Жерихин 2003; Расницын 1987; Красилов 1977; и др.) реконструировали процессы смены биоты, происходившие во время глобального экологического кризиса второй половины мелового периода. Кризис был вызван вытеснением мезозойской флоры голосеменных флорой покрытосеменных растений. В результате за вторую половину мела вымерло около половины семейств насекомых, существовавших в юре и начале мела. Постепенно их сменили антофильные таксоны, биоразнообразие которых достигло докризисного уровня только в палеогене. С прогрессом насекомых, по-видимому, связан биологический прогресс птиц, особенно воробьинообразных, и бесхвостых амфибий, в основном насекомоядных животных.

Аналогичная картина почти полного вымирания всей аборигенной и интродуцированной биоты Аральского моря была вызвана его засолением в результате прекращения стока Амударьи и почти полного прекращения стока Сырдарьи. По мере усыхания Арала его солёность увеличилась с 10.2‰ до 28.7‰ в малом море, подпитываемом Сырдарьёй и до 36.5‰ в большом море, не имеющем притока пресной воды. На фоне массового вымирания произошла очень быстрая эволюция двустворча-

тых моллюсков семейства *Cardiidae*. Один аборигенный вид *Cerastoderma isthmicum* дал 8 новых форм или видов, из которых один выжил и распространился по акватории. Другой вид, *Sindosmia segmentum*, ранее интродуцированный, дал 3 новых вида (или формы). Споры относительно таксономического статуса этих форм обусловлены главным образом очень быстрыми темпами их эволюции, всего около 20 лет (Андреева 2000). Ускорение эволюции в условиях экологических кризисов обусловлено разрушением системы контрбаланса селективных процессов и возникновением новых векторов отбора.

Прогрессивная эволюция происходит и в сложившихся экосистемах, но очень медленно. Малые адаптивные изменения, вызванные колебаниями состояния среды, накапливаются по ходу филогенеза. Такая когерентная эволюция (Красилов 1977) происходит в цепи видообразования, а адаптивные изменения обеспечивают коадаптацию видов – компонентов экосистем. В более или менее стабильных условиях любое минимальное селективное преимущество даёт выигрыш в конкуренции с таксонами того же трофического уровня биогеоценоза и заставляет их тоже повышать свою конкурентоспособность. Аналогично происходит коадаптация в цепях питания (волк не может догнать здорового оленя), и между паразитами и их хозяевами. Когерентная эволюция, в отличие от некогерентной, свойственной экологическим кризисам, длится десятки миллионов лет. Землеройки *Soricidae* возникли в раннем эоцене (Лопатин 2006). Высшие жвачные парнокопытные *Rocora* – в олигоцене (Вислобокова 2006). Эволюция хоботных *Proboscidoidea* началась в палеоцене. Только на формирование хобота ушло около 1 млн. лет (Агаджанян 2004). Количество подобных примеров можно существенно увеличить.

Ещё одним аспектом когерентной эволюции является адаптация к колебаниям условий существования, внешних по отношению к популяции. При частных и обратимых нарушениях контрбаланса векторов отбора, временное усиление того или иного вектора формирует более совершенные адаптации к повреждающему воздействию. По отношению к абиотическим факторам увеличивается либо резистентность, либо толерантность. В частности, формируется скрытый резерв адаптивного реагирования: онтогенетические и физиологические реакции, проявляющиеся в экстремальных условиях и позволяющие выжить в таких условиях (Северцов 2008). По отношению к биотическим факторам – это расширение реализованной экологической ниши: увеличение полифагии, освоение большего разнообразия биотопов и т.п. В целом обратимый дисбаланс векторов отбора или смещение всей системы контрбаланса в новую точку равновесия создаёт избыточность приспособленности относительно нормальных условий существования видов.

Увеличение эврибионтности означает ослабление зависимости от абиотических и биотических компонентов экологической ниши и тем

самым усиление экологического и эволюционного значения внутривидовых отношений особей. Усложнение внутривидовых связей ярко выражено у птиц и млекопитающих по сравнению с пресмыкающимися (см., например: Панов 2001). В ряде таксонов усиление роли внутривидовой коммуникации привело к прогрессивному развитию рассудочной деятельности. Крушинский (1986) назвал рассудочной деятельностью способность животных прогнозировать дальнейшее развитие событий и строить своё поведение в соответствии с прогнозируемой ситуацией. Среди птиц разумностью поведения выделяются врановые и попугаи. Среди млекопитающих – ряд семейств хищных, например, медведи и псовые. *Pongidae* – вершина рассудочной деятельности и сложности коммуникации среди млекопитающих.

Поскольку внутривидовая конкуренция ведёт к дифференциальному размножению и к дифференциальному репродуктивному успеху, усложнение внутривидовых поведенческих взаимодействий становится важной, а в ряде случаев – важнейшей причиной естественного отбора и, тем самым, прогрессивной эволюции. Дарвин заложил основы этого подхода теорией полового отбора по вторичным половым признакам. Однако успех размножения обеспечивает не только выраженность этих признаков. Дифференциальный выбор брачного партнёра существует и у видов с невыраженным или слабо выраженным половым диморфизмом. Примерами могут служить кошачьи и псовые среди млекопитающих, чайки и врановые среди птиц. Количество видов с невыраженными различиями по вторичным половым признакам очень велико. Кроме того, выраженный половой диморфизм, такой как у львов или у горилл, служит не только для привлечения брачного партнёра, но и как демонстрация доминирования в поведенческой иерархии и для защиты своей группы и её территории от посягательств не членов группы. Другими словами, селективное преимущество имеют организмы, всесторонне приспособленные и к отношениям внутри популяции, и к действию компонентов экологической ниши. Возникает положительная обратная связь между сложностью и многогранностью внутривидовых информационных связей организмов и дальнейшей прогрессивной эволюцией этих связей. Вероятно, этот процесс имел место и в антропогенезе.

Заключение

Естественный отбор в популяциях диких видов птиц и млекопитающих идёт в основном по физиологическим и поведенческим признакам. Эти признаки, как правило, полигенны, обладают широкой нормой реакции и низкой наследуемостью, что снижает эффективность естественного отбора. Многомерность экологической ниши обуславливает то, что на каждую популяцию любого вида действует множество повреждающих факторов и вызванных этими факторами разнонаправленных векторов

движущего естественного отбора. Противодействуя друг другу, эти векторы образуют контрбаланс, препятствующий прогрессивной эволюции. В результате популяции и виды в течение сотен тысяч лет остаются в фенотипически неизменном состоянии – в состоянии эволюционного стазиса. Совокупное действие всех повреждающих факторов устраняет из популяции львиную долю численности каждого поколения. Естественный отбор очень интенсивен, но мало эффективен.

Быстрая прогрессивная эволюция происходит при разрушении исторически сложившихся экосистем во время экологических кризисов, как глобальных, так и локальных. Вымирание высвобождает ресурсы, а изменение условий существования разрушает контрбаланс векторов отбора, стимулируя прогрессивную эволюцию. В сложившихся, устойчивых экосистемах прогрессивная эволюция происходит очень медленно. Формирование морфофизиологического облика таксонов в ранге семейств и отрядов занимает десятки миллионов лет. Такая когерентная эволюция обусловлена в основном коадаптацией видов – компонентов экосистем. В сложившихся экосистемах виды уже коадаптированы. Поэтому любое малое преимущество одного из них стимулирует все взаимодействующие с ним виды к повышению собственной приспособленности. Коадаптированность видов, составляющих экосистему, препятствует быстрой эволюции потому, что приспособленность – результат противоречивых влияний всех компонентов экологической ниши вида.

Колебания абиотических и биотических факторов приводят к обратимым нарушениям контрбаланса векторов отбора. То один, то другой из них оказывается временно несбалансированным, что приводит к повышению приспособленности к соответствующему повреждающему воздействию. Разнообразие колебаний абиотических и биотических условий существования ведёт к увеличению устойчивости, избыточности адаптивных возможностей относительно нормальных условий существования. Эта избыточность защищает при экстремальных ухудшениях условий существования. Одним из аспектов повышения устойчивости является увеличение эврибионтности. Оно означает ослабление зависимости от компонентов экологической ниши. Использование викарирующих кормов страхует от голода. Смена биотопов ослабляет эпизоотию и уменьшает вероятность столкновения с хищником и т.д. Ослабление зависимости от компонентов ниши автоматически усиливает значение внутривидовых взаимодействий как фактора, влияющего на приспособленность организмов. У птиц и млекопитающих внутривидовые взаимодействия основаны главным образом на поведении. Усиление их роли означает усложнение и совершенствование информационных связей организмов, определяющих избирательность участия в размножении и репродуктивного успеха участников взаимодействий. Чем совершеннее эти взаимодействия, тем большее значение они имеют и в экологии, и в эволюции.

Информационные взаимодействия особей в популяциях, развивавшиеся по принципу положительной обратной связи, по-видимому, играли важную роль в антропогенезе.

Литература

- Агаджанян А.К. 2004. Отряд Proboscidea: страницы истории // *Экологические перестройки в эволюции биосферы*. М.: 97-109.
- Матюшкин Е.Н. (сост.) 1998. *Амурский тигр в России. Библиографический справочник 1925-1997*. М.: 1-412.
- Андреев Н.И. 1999. *Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса*. Омск: 1-454.
- Андреева С.И. 2000. *Современные Cerastoderma (Bivalvia, Cardiidae) Аральского моря*. Омск: 1-240.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. *Экология. Особи, популяции и сообщества*. М., 1: 1-667, 2: 1-477.
- Воробьева Э.И. 1992. *Проблема происхождения наземных позвоночных*. М.: 1-342.
- Вислобокова И.А. 2006. Историческое развитие парнокопытных (Artiodactyla) северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в Кайнозой // *Эволюция биосферы и биоразнообразие*. М.: 416-438.
- Гуртовая Е.Н. 2000. Об агрессивных взаимодействиях малых лебедей и других видов водоплавающих птиц в период размножения // *Казарка* 6: 171-175.
- Дарвин Ч. 1991. *Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь*. СПб.: 1-540.
- Жерихин В.В. 2003. *Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике*. М.: 1- 542.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М. 2001. *Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex)*. Петрозаводск: 1- 270.
- Красилов В.А. 1977. *Эволюция и биоэратиграфия*. М.: 1- 256.
- Крушинский Л.В. 1986. *Биологические основы рассудочной деятельности: эволюционные и физиолого-генетические аспекты поведения*. М.: 1-270.
- Курочкин Е.Н. 2006. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // *Зоол. журн.* 85, 3: 283-297.
- Кучерук В.В. 2006. *Избранные труды по природной очаговости болезней*. М.: 1-306.
- Левонтин Р. 1978. *Генетические основы эволюции*. М.: 1-351.
- Лобков В.А. 1991. Изменения численности и половой структуры крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) в весенний период // *Зоол. журн.* 70, 10: 114-122.
- Лопатин А.В. 2006. Происхождение семейства землероек (Soricidae, Mammalia): палеонтологические данные // *Эволюция биосферы и биоразнообразие*. М.: 233-245.
- Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. М.: 1-597.
- Майр Э. 1974. *Популяции, виды и эволюция*. М.: 1-460.
- Мациевский Я., Земба Ю. 1988. *Генетика и методы разведения животных*. М.: 1-447.
- Мамина В.П., Жигальский О.А. 2006. Оценка оплодотворяющей способности сперматозоидов у рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*) на разных фазах динамики численности // *Успехи соврем. биол.* 126, 4: 413-420.
- Панов Е.Н. 2001. *Бегство от одиночества: индивидуальное и коллективное в природе и в человеческом обществе*. М.: 1-637.
- Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория // *Эволюция и биоэкологические кризисы*. М.: 46-76.
- Северцов С.А. 1951. *Проблемы экологии животных*. М.
- Северцов А.С. 2008. *Эволюционный стазис и микроэволюция*. М.: 1-176.
- Северцов А.С., Креславский А.Г., Черданцев В.Г. 1993. Три механизма эволюции // *Современные проблемы теории эволюции*. М.: 47-71.
- Сметана Н.М. 1979. *Экология врановых птиц в Наурзумском заповеднике*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинёв: 1-22.

- Соколов В.Е., Северцов А.С., Шубкина А.В. 1990. Моделирование селективного воздействия хищника на жертву: использование борзых собак для отлова сайгаков // *Зоол. журн.* **69**, 10: 117-125.
- Сыроечковский Е.В., Баранюк В.В., Литвин К.Е. 1996. Показатели успеха размножения белых гусей (*Anser caerulescens*) острова Врангеля // *Зоол. журн.* **75**, 10: 1541-1550.
- Татаринов Л.П. 1976. *Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики*. М.: 1-258.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. *Краткий очерк теории эволюции*. М.: 1-407.
- Филонов К.П. 1989. *Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях*. М.: 1-251.
- Царёв С.А. 2000. Кабан. Социальное и территориальное поведение // *Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсосведение, рациональное использование)*. М., **3**: 1-114.
- Чернавский Ф.Б., Ткачёв А.В. 1982. *Популяционные циклы леммингов в Арктике: экологические и эндокринные аспекты*. М.: 1-163.
- Шилов И.А. 1997. *Экология*. М.: 1-509.
- Шишкин М.А. 1984а. Фенотипические реакции и эволюционный процесс // *Экология и эволюционная теория*. Л.: 196-216.
- Шишкин М.А. 1984б. Индивидуальное развитие и естественный отбор // *Онтогенез* **15**, 2: 115-136.
- Шишкин М.А. 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // *Эволюция и биоценотические кризисы*. М.: 76-124.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // *Современная палеонтология*. М., **2**: 142-169.
- Шмальгаузен И.И. 1946. *Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора)*. М.: 1-396.
- Banks P.B. 2001. Predation-sensitive grouping and habitat use by eastern grey kangaroos: field experiment // *Anim. Behav.* **61**, 5: 1013-1021.
- Cassini M. H. 1991. Foraging under predation risk in the wild guinea pig *Cavia aperea* // *Oikos* **62**: 20-24.
- Connel J.H. 1980. Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of competition past // *Oikos* **35**, 2: 131-138.
- Creel S., Creel N.H. 1995. Communal hunting and pack size in African wild dogs *Liacon pictus* // *Anim. Behav.* **50**, 5: 1325-1339.
- Creel S., Winnie J., Maxwell B., Hamlin K., Creel M. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredation response to wolves // *Ecology* **96**, 12: 3387-3397.
- Dobzhansky Th. 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia Univ. Press: 1-505.
- Durant S.M. 1998. Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores // *J. Animal. Ecol.* **67**, 3: 370-396.
- Fishhoff I.R., Sunderesan S.R., Cordingley J., Rubinstein D.I. 2007. Habitat use and moments of plain zebra (*Equus burchelli*) in response to predation in danger from lions // *Behav. Ecol.* **18**, 4: 725-729.
- Gingerich P.D. 1976. Paleontology and phylogeny: Patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals // *Amer. J. Sci.* **276**: 1-28.
- Hodges K.E., Sinclair A.R. 2003. Does predation risk cause snowshoe hares to modify their diets? // *Canad. J. Zool.* **18**, 12: 1973-1985.
- Hodges K.E., Boonstra R., Krebs C.J. 2006. Overwinter mass loss of snowshoe hares in the Yukon: starvation, stress, adaptation, or artefact? // *J. Anim. Ecol.* **75**, 1: 1-13.
- Hudson P.J., Dobson A.P., Newborn D. 1992. Do parasites make prey vulnerable to predation: Red grouse and parasites // *J. Anim. Ecol.* **61**, 3: 681-692.
- Husseman J.S., Murray D.L., Power G., Mack C., Wenger C.R., Quigley H. 2003. Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores // *Oikos* **101**, 3: 591-601.
- Krumm C.E., Conner M.M., Miller M.W. 2005. Relative vulnerability of chronic wasting disease infected deer vehicle collisions // *J. Wild. Diseases* **41**, 3: 503-511.

- Lack A. 1971. *Ecological isolation in birds*. Oxford; Edinburg: 1-404.
- Longland W.S. 1991. Risk of predation and food consumption by black tailed jakrabbits // *J. Range Management Archives* **44**, 5: 447-450.
- Messier F. 1994. Ungulate population models with predation – a case study with North American moose // *Ecology* **75**, 2: 478-488.
- Nadjafzadeh M.N., Heyman E.W. 2008. Pray foraging of red titi monkeys, *Callicebus cupreus*, in comparison to sympatric tamarins, *Sanguinus mystax* and *Sanguinus fuscicollis* // *Amer J. Phys. Anthropol.* **135**, 1: 56-63.
- Sand H., Wikeros C., Wabakken P., Liberg O. 2006. Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose // *Anim. Behav.* **72**, 4: 781-789.
- Scott J.P., Fuller J.L. 1966. *Genetics and the social behavior of the dogs*. Chicago Univ. Press.
- Sinclair A.R.E., Arcese P. 1995. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wildebeest // *Ecology* **76**, 3: 882-891.
- Singer F.S., Harting A., Symonds K.K., Cougheron M.B. 1997. Density dependence, compensation and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park // *J. Wildlife Manage.* **61**, 1: 12-25.
- Sunders G., Berghout M., Key B., Triggs B., Wan de Ven R., Winsanley R. 2004. The diet of foxes (*Vulpes vulpes*) in south-eastern Australia and the potential effects of rabbit haemorrhagic disease // *Wildlife Res.* **31**, 1: 13-18.
- Tunnerfeldt M., Elmhagen B., Anderbjörn A. 2002. Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes // *Oecologia* **132**: 213-220.
- Waddington C.H. 1957. *The strategy of the genes: A discussion of some aspects of theoretical biology*. London.



ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал 2024, Том 33, Экспресс-выпуск 2391: 669-671

Происхождение многоклеточных животных: первичная седентарность Metazoa и прогенетическое происхождение Eumetazoa

В.В.Малахов

Владимир Васильевич Малахов. Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Москва, Россия

Второе издание. Первая публикация в 2022*

Характерное для заднежгутиковых Opisthokonta положение жгута могло возникнуть как адаптация к седентарному образу жизни. Современные данные убедительно свидетельствуют, что воротничковые жгутиконосцы Choanoflagellata являются ближайшей к Metazoa группой среди всех Opisthokonta. Воротничковые жгутиконосцы – исключительно седентарная группа, их радиальная симметрия и другие особенности

* Малахов В.В. 2022. Происхождение многоклеточных животных: первичная седентарность Metazoa и прогенетическое происхождение Eumetazoa // *Современные проблемы биологической эволюции: материалы 4-й Международ. конф. к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея*. М.: 34-36.

строения сформировались под влиянием сидячего образа жизни. В течение жизненного цикла хоанофлагелляты демонстрируют клеточные дифференцировки (жгутиковая, амёбоидная и стадия цисты), сходные с основными клеточными дифференцировками низших многоклеточных. В жизненном цикле *Choanoflagellata* нет палинтомического деления. Половой процесс протекает в форме анизогамной копуляции двух жгутиковых клеток. В отличие от *Metazoa* воротничковые жгутиконосцы имеют жизненный цикл, в котором только зигота диплоидна, а все остальные стадии гаплоидны. Таким образом, на пути от *Choanoflagellata* к *Metazoa* должны были возникнуть две важные черты: 1) жизненный цикл с преобладанием диплоидного поколения и 2) половой процесс по типу оогамии с последующим палинтомическим делением зиготы.

Предки *Metazoa* изначально вели седентарный образ жизни и обладали пелаго-бентическим жизненным циклом. В результате палинтомического деления зиготы у первичных *Metazoa* сформировалась расселительная личинка – жгутиковая бластула, которую можно рассматривать как синзооспору в духе гипотезы А.А.Захваткина (1946). Седентарный образ жизни современных губок первичен и унаследован от хоанофлагеллятных предков. Амфибластула известковых губок и цинктобластула гомосклеридных губок – примеры относительно слабо модифицированных первичных бластулообразных личинок. Паренхимула *Demospongia* – это более специализированная личинка, специализированная для переноса максимально большого числа клеток. Жгутиковая (у *Spiralia* – ресничная) бластула – первичная личиночная форма *Metazoa*.

По цитологическим особенностям – отсутствию воротничковых клеток, исчерченным корешкам, наличию десмосом и базальной мембраны – личинки *Porifera* больше похожи на настоящих многоклеточных животных *Eumetazoa*, чем взрослые губки. Перед оседанием на субстрат у бластулообразных личинок губок происходит впячивание передней половины бластулы, в результате чего личинка приобретает строение инвагинационной гастролы. Этот процесс характерен для амфибластул известковых губок *Calcarea* и цинктобластул кремнезёмных губок *Nomoscleromorpha*. Впяченный эпителий передней половины бластулообразных личинок трансформируется в хоанодерму, тогда как клетки задней половины дают пинакодерму и элементы мезохила. У паренхимул *Demospongia* этот процесс тоже имеет место, но в модифицированной форме – жгутиковые клетки погружаются внутрь и дают начало жгутиковым камерам.

Eumetazoa произошли от гастролообразных личинок первично-седентарных *Metazoa*, которые перестали прикрепляться. Такие прогенетические пелагические организмы захватывали пищу отверстием, образовавшимся в результате впячивания передней половины бластулы, и переваривали её в полости, образованной впятившимся эпителием.

Таким образом, прогенетический предок Eumetazoa имел организацию геккелевской гастреи. Предки Eumetazoa имели мелкие размеры и питались крупной (относительно собственных размеров) добычей, то есть были макрофагами. Вероятно, овладение относительно крупной добычей способствовало развитию настоящей мускулатуры и нервной системы, то есть тех черт, которые наряду с наличием рта и кишечника характерны для Eumetazoa. Исходя из гипотезы прогенетического происхождения, предок Eumetazoa должен был обладать следующими чертами: 1) это был двуслойный организм (то есть имел два эпителизованных слоя: эктодерму и энтодерму, разделённые прослойкой мезоглеи, которая могла содержать клеточные элементы); 2) он вёл подвижный пелагический образ жизни в толще воды; 3) он обладал радиальной (осевой) симметрией, которая характерна для первично-пелагических организмов; 4) он имел ресничный способ движения; 5) он двигался оральным полюсом вперёд.

Есть ли среди современных Eumetazoa хотя бы одна группа, которая обладает таким набором признаков? Такая группа есть, и эта группа – Stenophora. Разумеется, современные гребневики далеко ушли от гипотетического прототипа, но они остаются двуслойными организмами. Типичные представители Stenophora – планктонные организмы, обитающие в толще воды. Гребневики обладают осевой симметрией, которая сочетается с радиальной симметрией в строении систем органов. Никаких признаков билатеральной симметрии у гребневиков нет. Несмотря на крупные размеры, гребневики сохраняют чисто ресничный способ движения (хотя это не жгутики, а весьма специализированные реснички в составе гребных пластинок). Сохранение у таких крупных организмов, как гребневики, чисто ресничной локомоции – это отголосок их прогенетического происхождения. При нормальной локомоции гребневики движутся оральным полюсом вперёд. Диссогония, описанная у некоторых гребневиков, может быть указанием на первично мелкие размеры этой группы. Таким образом, Stenophora оказываются самой базальной группой Eumetazoa, и этот вывод хорошо согласуется с современным представлением об очень раннем обособлении гребневиков, которое поддерживается как молекулярной филогенетикой, так и нейрофилогенетикой.

Л и т е р а т у р а

Захваткин А.А. 1946. О природе бластулообразных личинок Metazoa // Зоол. журн. 25, 4: 305-324.

