

ISSN 0869-4362

**Русский  
орнитологический  
журнал**

**2014  
XXIII**



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК  
**1029**  
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал  
The Russian Journal of Ornithology

*Издаётся с 1992 года*

Т о м ХХІІІ

Экспресс-выпуск • Express-issue

2014 № 1029

## СОДЕРЖАНИЕ

---

2311-2349 Проблема направленности эволюции.  
С. В. М Е Й Е Н

---

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

The Russian Journal of Ornithology  
*Published from 1992*

Volume XXIII  
Express-issue

2014 № 1029

CONTENTS

---

2311-2349 The problem of directivity of evolution.  
S. V. MEYEN

---

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

## Проблема направленности эволюции

С.В.Мейен

*Второе издание. Первая публикация в 1975\**

Идеи направленности эволюции (НЭ) выдвигались биологами в течение всей истории трансформизма. Если сам факт исторического преобразования организмов после «Происхождения видов» Ч.Дарвина быстро получил признание подавляющего большинства биологов, то предложенная дарвинизмом трактовка путей и механизмов эволюции встретила серьёзную оппозицию. Основная антиномия додарвиновской биологии «фиксизм и креационизм против трансформизма» сменилась до сих пор не снятой антиномией «направленность (предопределённость) против ненаправленности (случайного характера)» эволюции. Идею НЭ большей частью развивали противники селекционизма. Селекционисты в случае признания НЭ относили её за счёт ортоселекции, считали результатом одинаково векторизованного отбора, действующего в однородной генотипической среде.

Однако факты, считавшиеся свидетельством НЭ, не всегда укладывались в эту схему. Наиболее сильными доводами в пользу НЭ всегда были случаи изоморфизма (параллелизма, конвергенции). Известны такие примеры изоморфизма, когда ссылка на общность происхождения означает принадлежность данных объектов вообще к живым существам, а о ведущем векторе отбора нельзя сказать ничего конкретного. Селекционистскому объяснению с трудом поддавались и те случаи, когда некая структура развивалась филогенетически в данном направлении, но селективное значение ей можно было приписать лишь при достаточно полном развитии (аристогенез). Такова описанная Осборном эволюция рогов титанотериев, бугорков на зубах и пр. Для объяснения подобных случаев селекционизму приходилось прибегать к коррелятивной изменчивости, связанной, например, с плейотропией. Ссылкой на плейотропию, корреляцию в развитии (*developmental correlation*) или адаптивную компенсацию (Sturtevant 1924; Stebbins 1950), действительно, можно объяснить всё что угодно, но обычно лишь «задним числом». Любопытно, что противники селекционистской трактовки НЭ, справедливо возмущаясь её расплывчатостью, сами идут тем же путём и предлагают понятия вроде «филогенетического роста», «стремления к совершенствованию», «ректаградации» и пр., которые тоже не

---

\* Мейен С.В. 1975. Проблема направленности эволюции // *Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Том 7. Проблемы теории эволюции*. М.: 66-117

отличаются чёткостью и также не могут рассчитывать на статус естественноисторического закона, имеющего не только объяснительную, но и предсказательную силу.

Приходится согласиться с D.H.Colless (1969), что объяснительная сила эволюционной теории огромна, но с практической точки зрения, её предсказательная сила ничтожна. Это в равной мере относится как к селекционизму, включая синтетическую теорию эволюции (СТЭ), так и к антиселекционистским доктринам (номогенез, аристокенез, типострофизм и др.). Э.Майр (1972) указывает четыре причины неопределённости биологических прогнозов: случайность события, не связанная с его значением; уникальность всех существ на более высоких уровнях организации; исключительная сложность; появление новых свойств на высших уровнях интеграции. Сходные взгляды высказывают и другие исследователи, и поэтому формулировки законов эволюции (Williams 1970; Simpson 1971; Lewis 1973) имеют характер или очень общих высказываний (рост, воспроизведение, наследственность, изменчивость, прогрессия размножения, борьба за жизнь, естественный отбор, расхождение признаков и вымирание – (Дарвин 1935); закон мутаций, закон отбора, закон функциональной дифференциации и пр. – (Ливанов 1970), или эмпирических правил с множеством исключений. К последним относятся «закон эволюционного несогласия» (Potonie 1952), 100 правил, предложенных V.Rensch (1971), и др. Ясно, что предсказания на той и другой основе будут не только вероятностными (в этом биология не отличается от ряда других естественных наук), но и чрезвычайно расплывчатыми.

Между тем, именно НЭ, будь она ясно продемонстрирована и истолкована, открыла бы возможность для прогноза. Речь идёт не столько о предсказании будущей эволюции органического мира, сколько об экстраполяциях. Количество видов организмов огромно, и возможно, что детальные таксономические исследования не успевают за видообразованием (Nowinsky 1972). В то же время достаточно глубокие исследования становятся всё более трудоёмкими. Проблема экстраполяции выводов становится в число первоочередных.

По-видимому, можно считать эмпирически установленным фактом, что эволюционные процессы хотя бы иногда на протяжении длинных отрезков филогенеза следуют в одном направлении. На неслучайность этого направления указывает то, что оно может прослеживаться в нескольких независимых филогенетических линиях документированным палеонтологическим материалом. Классическим примером такой НЭ можно считать появление однопалых конечностей у Equidae Старого Света и Litopterna Южной Америки. В пользу предположений о том, что эволюция хотя бы отчасти направлена, можно выдвинуть и дедуктивные соображения. Биосфера развивалась в конкретных услови-

ях земного пространства. Уже из этого следует, к примеру, что созданные фантазией Свифта лилипуты и гиганты бробдингнеги не могли бы иметь пропорции человеческого тела. Общие черты генетического кода и энергетического обеспечения живых существ также накладывают ограничения на разнообразие организмов. Естественно, сама материальность организмов, в конце концов, автоматически ведёт к определённым закономерностям. Будучи системными объектами, организмы так или иначе должны отвечать требованиям системности (Урманцев 1972а,б).

Итак, некоторые конкретные факты и теоретические соображения делают оправданным специальный анализ вопроса о направленных процессах в эволюции.

### 1. Содержание понятия «направленность эволюции»

Полной хаотичности эволюции не признаёт, вероятно, никто. Основное различие в отношении к НЭ можно свести к такому противоположению. 1. О НЭ можно говорить только апостериорно. «Гармония живой вселенной, поскольку она существует, представляет собой, так сказать, “апостериорный” продукт естественного отбора» (Майр 1972, с. 482). 2. НЭ априорна в том смысле, что она детерминирована некоторыми начальными свойствами и отношениями организмов. Очевидно, что в аспекте прогноза интерес представляет лишь второй путь. Мы должны не подбирать объяснения задним числом, а установить, выражаясь словами Ю.А.Урманцева (1972б), «что должно быть, что может быть, чего быть не может» в процессе эволюции.

Детерминация эволюции может быть внешней, внутренней, биотической, абиотической, жёсткой, статистической и т.д. Логически возможны многочисленные формы НЭ, отличающиеся как по источнику, так и в своём проявлении. Основания, по которым можно классифицировать как формы НЭ, так и взгляды исследователей на НЭ, довольно многочисленны. Эти основания таковы:

**А.** Количество источников НЭ: (1а) один; (1б) много

**Б.** Свойства и локализация источников НЭ. 2. Источником НЭ являются (2а) запреты, за пределами которых эволюция ненаправленна, (2б) позитивные требования, (2в) сочетание запретов и требований. 3. Источник НЭ локализован в (3а) самих организмах, (3б) во внешней среде, (3в) и тут и там. 4. Источник НЭ имеет (4а) телическую, (4б) ателическую, (4в) телически-ателическую природу. 5. Источник НЭ (5а) абиотический, (5б) биотический, (5в) комплексный.

**В.** Характер проявления НЭ. 6. НЭ проявляется в виде (6а) жёстко, (6б) статистически или (6в) сочетании жёстко и статистически детерминированных явлений. 7. НЭ выражается в детерминации (7а) конечной стадии процесса, но не его пути, (7б) пути процесса (вектора пре-

образования), но не конечной стадии, (7в) того и другого. 8. НЭ проявляется в детерминированности (8а) пространственной (географической), (8б) временной, (8в) пространственно-временной, (8г) внепространственной и вневременной (чисто структуралистская детерминация, рассматриваемая вне конкретного земного пространства-времени).

Комбинируя основания и учитывая их независимость, можно получить несколько тысяч логически мыслимых форм НЭ и соответствующих эволюционных учений. Например, согласно номогенезу Л.С.Берга (1922), эволюция следует в соответствии с позитивными требованиями (Б2б), роль запретов (Б2а), например естественного отбора, незначительна; источник НЭ локализован (Б3в) как внутри организмов (автономические причины), так и вне их (В8а – хрономические причины) и имеет телическую (Б4а) и скорее абиотическую (Б5а, стереохимические свойства белков) природу; жёстко (В6а) детерминируется как характер преобразования, так и конечная стадия процесса (В7в).

Классический дарвинизм признает определённую НЭ и отдаёт предпочтение следующим пунктам: сочетаются (Б2в) запреты (отрицательный отбор) и требования (положительный отбор), те и другие имеют преимущественно внешний (Б3б) по отношению к организмам и ателический (Б4б) характер, они комплексные биотически-абиотические по природе (Б5в), жёстко (В6а) детерминируют преобразование и его конечный результат (В7в), строго локализованный в пространстве и времени (В8в). СТЭ отличается от классического дарвинизма признанием преимущественно статистической детерминации (Б6б) НЭ, большей роли внутренних (Б3а) запретов и требований (Simpson 1961; Майр 1968; Тимофеев-Ресовский и др. 1969, 1973).

Подобным образом можно проанализировать отношение всех эволюционных теорий к проблеме НЭ. От теории к теории изменяется лишь комбинация перечисленных антитез. Поэтому лучше дальнейший анализ проблемы вести по этим антитезам. Мы не будем задерживаться на первой паре антитез, поскольку из дальнейшего анализа будет ясной множественность факторов НЭ.

## 2. Понятия «запрет», «разрешение» и «требование» в эволюции

Противопоставление запретов и требований относительно, поскольку каждый запрет означает и некоторые требования, а каждое требование подразумевает запреты. Говоря о запретах в процессе эволюции, мы будем иметь в виду внешние или внутренние ограничения, за пределами которых эволюция не направлена. Под требованиями будем иметь в виду эволюционный преформизм в его крайнем выражении. Противопоставление «запреты-требования» включает антиномии «свобода-необходимость» и «необходимость-случайность».

Начнём с запретов, выводимых логически (пространство логических возможностей – Заварзин 1974). У четырёхчленного циклического венчика логически невозможно существование более 6 изомеров, выделяемых по перекрытию смежных лепестков по часовой стрелке и против неё. Инстинкт насиживания может присутствовать или отсутствовать. В первом случае насиживанием могут заниматься (1а) самка, (1б) самец, (1в) оба поочередно. Иные варианты логически невозможны. Подобные исчисления возможных вариантов тривиальны лишь в простейшем случае. Уже выведение числа возможных изомеров для  $m$ -мерного венчика – трудная математическая задача, решённая Ю.А.Урманцевым (1970). Постановка и решение таких задач имеют немалый смысл. Без выявления всего мыслимого разнообразия нельзя установить само присутствие многих запретов. Например, выяснилось, что из 8 возможных изомеров пятичленных венчиков у *Dianthus plumarius* встречаются все восемь, а у *D. deltoides* – лишь один (Каден, Урманцев 1971). Чем обуславливается встречаемость изомеров, мы просто не знаем. То же можно сказать о неизомерийном полиморфизме. Не известно, почему у папоротников реализуются чуть ли не все мыслимые типы расположения спорангиев, а у лепидофитов спорангии всегда одиночные и никогда не бывают абаксиальными. Не менее важен анализ случаев, когда в природе реализуется весь мыслимый полиморфизм. В.Rensch (1960) привёл упомянутый пример с насиживанием, справедливо заметив, что реализация всех комбинаций противоречит идее ортогенеза. Правда, В.Rensch не учёл, что тот же факт можно обратить и против селекционизма: если реализуется всё мыслимое, то в чём же тогда проявляется действие отбора? Примерно то же имел в виду А.А. Любищев (1968, 1971), указывавший, что с селекционистских позиций трудно понять чрезвычайный полиморфизм некоторых образований (например, стридуляционных органов насекомых). Выполнение всего «пространства логических возможностей» у прокариот и низших эукариот приводит к тому, что построить филогенетические древа и иерархическую классификацию этих организмов практически невозможно (Заварзин 1974).

Невнимание к случаям такого рода приводит к необоснованным заключениям. R.Melville (1969) установил, что у покрытосемянных и верхнепалеозойских глоссоптерид повторяются наборы анастомозов между жилками листьев. Этот факт он привёл в качестве одного из аргументов в пользу филетической связи обеих групп, не заметив, что тот же набор анастомозов присутствует в крыльях насекомых (Meuен 1973) и что во всех трёх случаях просто реализуются все мыслимые типы анастомозов.

Видя отсутствие логически возможных структур, мы сталкиваемся с запретами, которые в общем случае трудно предвидеть. Апостериор-

ный характер суждений о запретах внутри «пространства логических возможностей» справедливо отмечает Г.А.Заварзин (1969). Эмпирические суждения о запретах чреватны ошибками, нередко вскрывающимися при обращении к палеонтологическому материалу (Соболев 1924). Например, провозглашённый Кювье запрет на сочетание когтей на лапах и растительных зубов нарушается третичными халикотериями, которые, будучи непарнокопытными, близкими к титанотериям, имели вместо копыт огромные когти (Борисяк 1947). У девонских прогимноспермов пикноксильные стволы голосемянного типа сочетаются с репродуктивными органами прапапоротникового облика (Beck 1962; Carluccio *et al.* 1966).

Конечно, наши заключения о запретах не всегда апостериорны. Некоторые запреты выводятся из законов механики, что было показано ещё Галилеем (Thompson 1942). Можно предвидеть ряд ограничений биохимического порядка (Купцов 1960; Голдовский 1973). Таких данных пока немного.

Полнота мыслимого полиморфизма отдельных целостных компонентов организмов, особенно в пределах крупных таксонов, может быть очень большой. Например, как у растений, так и у животных реализуются все мыслимые числа хромосом от единиц до нескольких сотен. Другой хороший пример дают гастроподы (Jasko 1968). Их раковины могут быть правозавитыми (декстральными; *D*) и левозавитыми (синистральными; *L*). *D*- и *L*- формы выделяются и по расположению внутренних органов. Известны сочетания *D*-раковин с *L*-расположением органов и наоборот, а также совпадение *D*- и *L*- модификаций в обеих частях организма. В целом у гастропод реализуются все мыслимые энантиоморфные модификации, хотя у многих видов известна лишь одна модификация, а остальные, таким образом, образуют запрещённое сочетание с какими-то видоспецифичными признаками.

Соотношение запретов и разрешений подробно рассматривают Ю.С.Старк (1966) и Г.А.Заварзин (1969, 1974). Они считают, что на низших уровнях организации (вирусы, бактерии) количество запрещённых сочетаний таксономических признаков настолько мало, что система этих организмов приобретает вид решётки. Там, где сочетания признаков запрещены, решётка прерывается. При умножении признаков старые запреты остаются, а поскольку новые признаки вступают в запрещённые с прежними и друг с другом, то количество запретов растёт быстрее, чем количество признаков. Решётка постепенно вырождается.

Эта модель нуждается в некоторых уточнениях. По-видимому, есть смысл вводить не две ситуации – запрет и разрешение, – а целую их градацию (поощрение, разрешение, условное запрещение, безусловное запрещение) и говорить об определённой вероятности запрета. Преоб-

ладание некоторой полиморфической модификации в пределах таксона указывает на то, что прочие модификации подвергаются давлению запрета. Вероятностный характер запретов демонстрируют аномалии развития. В сущности, тератология – это дисциплина, изучающая маловероятные сочетания признаков. Неокончателность запретов видна и из правила Кренке (1933-1935); модификации, считающиеся тератологическими, нередко приобретают статус нормы в близком таксоне. Различие между таксонами по этому признаку будет тогда чисто статистическим (Meуen 1973).

При добавлении новых признаков, видимо, могут не только добавляться новые, но и сниматься старые запреты. Например, вредное влияние запрещённой мутации в одном локусе может компенсироваться другой мутацией (Оно 1973, с. 57). Степень запрещения варьирует в зависимости от внешних и внутренних условий. Многие структуры, встречающиеся в умеренных широтах лишь как тераты, выступают в виде нормы в тропиках (Steenis 1969). Локус альбинизма (С-локус) млекопитающих при определённых мутациях запрещает синтез меланина. Однако при некотором понижении температуры тела запрет снимается.

Скорректированная таким образом пара понятий «запрет-разрешение» незаметно переходит в понятие «отбор». Последнему посвящена огромная литература и всё же оно остаётся не вполне чётким (Юсуфов 1971; Яблоков 1971; Тимофеев-Ресовский и др. 1973). Понимание отбора как совокупности запретов отстаивали С.Майварт и сторонники номогенеза (Берг 1922; Любищев 1925, 1965, 1968, 1971). В селекционизме отбор выступает то как запрет (в выражениях типа «охрана нормы отбором», «ослабление отбора»), то как разрешение (например, «поддерживающий отбор»). По-видимому, есть смысл, следуя И.И. Шмальгаузену (1968а), различать положительный и отрицательный отборы. Тогда «отбор вообще» будет означать результат взаимодействия запрещений и разрешений. Рассматривая отбор только как «дифференциальную репродукцию» (Ратнер 1973), мы сужаем его сферу до единственного популяционного уровня, хотя селекция охватывает все уровни организации живого (Карпинская 1971; Вишаренко 1972). За более широкое значение термина «отбор» выступают как сторонники селекционизма (Lerner 1959; Whyte 1965; Благовещенский 1973), так и его противники (А.А.Любищев).

Вопрос о требованиях аналогичен вопросу «что должно быть» у организмов, т.е. каковы общебиологические законы. Можно без особого преувеличения сказать, что этих законов мы не знаем, если не считать знанием закона констатацию таких свойств организмов, как воспроизведение, наследственность, активность, реактивность, «устойчивое неравновесие» (Э.С.Бауэр) и пр. Законам такого рода посвящена огромная и хорошо известная литература.

Предпринимаются многочисленные попытки подойти к биологическим законам со стороны общей теории систем (ОТС) (Bertalanffy 1960; Сетров 1971; Тахтаджян 1972). Большая часть этих попыток имеет феноменалистический уклон. Другой недостаток большинства вариантов ОТС – их преимущественная ориентация на сложные и органичные целостные системы (системные объекты), а не на также и концептуальные системы (Тюхтин 1972, с. 35). Важный шаг к преодолению обоих недостатков предпринял Ю.А.Урманцев (1968, 1972а,б, 1974). Ему удалось придать ОТС отчётливо выраженную рационалистическую ориентацию, вывести главные теоремы ОТС из немногих аксиоматических предпосылок. Согласно Ю.А.Урманцеву, системная природа живых объектов требует, чтобы в них реализовались основные законы системности, а именно: (1) закон полисистемности (принадлежность каждого объекта к  $n$  системам); (2) закон полиморфизации (принадлежность каждого объекта к  $n$  множествам полиморфических модификаций; этот закон следует хотя бы из факта существования объектов, ибо существование – уже изменчивость); (3) закон соответствия или параллелизма (между любыми двумя произвольно взятыми системами  $S_1$  и  $S_2$  должна быть некоторая эквивалентность); (4) закон симметрии (между теми же любыми системами должна быть некоторая симметричность). «Пределов для сходства любых произвольно взятых систем, как бы далеко они не отстояли друг от друга, откуда бы они не были взяты, не существует <...> нет такого места, времени, границы, после которых начиналось бы уже полное несходство ..." (Урманцев 1973, с. 778). Совокупность изоморфических соответствий, по каким бы признакам они не выявлялись, образует определённую симметрию, а это означает наличие инвариант и групп преобразований, т.е. определённых запретов и требований, – различного рода законов сохранения, частных и универсальных постоянных.

Сказанное в полной мере относится к организмам и их эволюции. Соответственно проблема НЭ переводится в иную плоскость: необходимо обсуждать не само наличие НЭ, а то, в чём конкретно она проявляется, каковы конкретно те направления полиморфизации и изоморфизации, симметрии и асимметрии, которые должны проявляться в ходе эволюции, коль скоро организмы – системные объекты.

Представления о том, что всякий полиморфизм (дивергенция) прямо или косвенно связан с различным происхождением и (или) разной средой, а всякий изоморфизм (параллелизм, конвергенция) – с общим происхождением и (или) общей средой, вошли в плоть и кровь биологов. В настоящее время надо привыкать к мысли, что и полиморфизм, и изоморфизм организмов (как и любых других системных объектов) могут и должны проявляться на всех уровнях биологической организации как при наличии общей или различной генотипической основы

(внешней среды), так и без этого. Полиморфизм на биохимическом уровне выражается в многовариантности химических реакций, приводящей к многокомпонентности веществ («закон множественности представителей каждой группы веществ в организме» – Голдовский 1973). Такая многокомпонентность обнаружена у гемоглобинов, нуклеиновых кислот, гликогенов и др. Полиморфизм на цитологическом уровне иллюстрируется кариотипом (у некоторых видов количество aberrантных представителей по кариотипу достигает 10% – Розанова 1946). Полиморфизм на более высоком организационном уровне настолько хорошо известен, что специально на нём можно не останавливаться. К сожалению, достаточно полной классификации проявлений полиморфизма пока нет, хотя отдельные интересные попытки в этом направлении предпринимались (Stebbins 1950; Берг 1957; Мамаев 1968; и др.).

С изоморфизмом биологи первоначально столкнулись на организменном уровне, причём с самого начала эти факты использовали для противоположных обобщений. Ч.Дарвин (1941) видел в «аналогической изменчивости» и конвергенции подтверждение своего учения: ведь они полнее проявляются у близкородственных организмов и в сходной среде. В этом же направлении факты изоморфизма трактуются современным селекционизмом (Давиташвили 1948, 1970; Simpson 1961; Майр 1968; Тимофеев-Ресовский и др. 1969; Шмальгаузен 1969; Яценко-Хмелевский 1974; и др.). Тем самым изоморфизм обращается во второстепенный по сравнению с полиморфизмом (дивергенцией) эволюционный феномен. Поэтому не случайно гомологические ряды Н.И.Вавилова (1967) совсем не упоминаются в сводках, составленных сторонниками селекционизма (Комаров 1940; Stebbins 1950; Кэйн 1958; Simpson 1961; Эрлих, Холм 1966; Майр 1968; Шмальгаузен 1969; и др.).

Другие исследователи (Данилевский 1885-1889; Соре 1896; Берг 1922; Hayata 1931; Любищев 1925, 1965, 1968, 1971; Светлов 1962, 1972; и др.) увидели в массовых проявлениях изоморфизма закон эволюции, вполне сопоставимый по значению с законом дивергенции и даже более фундаментальный. Отмечалось, что параллелизм изменчивости не ограничивается родственными таксонами и порой не может быть объяснён ни генотипической общностью, ни сходным давлением отбора. Такова повторность геометрических классов спиралей у раковин разных головоногих моллюсков и фораминифер. Уже в нашем веке обнаружено, что изоморфизм не ограничивается организменным уровнем организации. Был описан биохимический параллелизм, заключающийся, например, в независимом появлении гемоглобина у разных групп животных. Хорошо изучен изоморфизм на клеточном (сходство хромосомных перестроек у самых разных организмов) и надорганизменном уровнях.

Противопоставление примата дивергенции (селекционизм) примату параллелизма (номогенез) утрачивает смысл с точки зрения ОТС, в которой полиморфизм и изоморфизм становятся дополнительными понятиями. В рамках ОТС находят место многие давно известные модусы эволюционных преобразований, в том числе «модусы филэмбриогенеза» – биопластологические, по Гайэтту (Hyatt 1894; Takhtajan 1972). ОТС утверждает (Урманцев 1974), что природа может творить свои объекты лишь 7 способами, а именно: изменяются (1) число, (2) отношения, (3) число и отношения между первичными элементами, (4) сами первичные элементы, (5) число и первичные элементы, (6) отношения и первичные элементы, (7) число, отношения и первичные элементы. К первому типу преобразования относятся полимеризация (амплиация – Nageli 1884), олигомеризация («закон избирательного сродства органических элементов» Э.Жоффруа Сент-Илера – Догель 1952, 1954; Канаев 1963; Заморский 1972). Изменение отношений включает пространственные (гетеротопии) и временные (гетерохронии) перестановки, описываемые биоизомерией. Изменение самих элементов иногда обозначают термином «гетероморфия» или «дифференцировка» (Nageli 1884). Редукция попадает в 5-й тип изменений. Уже из этой ограниченности способов преобразования необходимо следует определённая НЭ.

Выводимое системными методами «пространство логических возможностей» ещё не даёт возможности судить о том, что же действительно будет реализовано в природе. Логически возможное внутри системы встречается с надсистемными запретами, тривиальный пример чего дают летальные мутации. Благодаря запретам на полиморфизацию некоторые локусы, по-видимому, сохраняются неизменными в течение сотен миллионов лет. Таким оказался локус, ответственный за синтез активного центра лактатдегидрогеназы (N.O.Kaplan). Всё же полиморфизация в отдельных случаях прорывается и через жёсткие запреты. С.Оно (1973, с. 57) приводит пример с сирийским хомячком *Mesocricetus auratus*, обнаруживающим устойчивость к ингибирующему воздействию колхицина на митоз. Свойственный большинству организмов запрет на *d*-аминокислоты нарушается у некоторых микроорганизмов (Голдовский 1973).

Запреты, препятствующие полиморфизации, ограничивают и полноту параллелизма. Например, полиморфизация кариотипа приводит к параллельному появлению нуллисомиков, моносомиков и трисомиков у многих организмов. Однако у некоторых организмов, например у человека, моносомные и трисомные зародыши самопроизвольно абортируются. Летальными являются и тетраплоидные зиготы млекопитающих (включая человека – Carr 1967). В результате параллелизм хромосомных наборов у млекопитающих и других организмов (у кото-

рых моно- и трисомии нормально развиваются) проявляется лишь на ранних стадиях эмбриогенеза.

На основе системного анализа проблема НЭ впервые находит рациональное разрешение. Указываемая ОТС неизбежность полиморфизации организмов при столь же неизбежном изоморфизме интуитивно давно ощущалась исследователями, которые обобщали свои наблюдения в таких нечётких и непродуктивных понятиях как «внутренний закон развития», «великий план развития», «принцип градации», «закон стремления к прогрессу», «органический рост», «филогенетический рост» и пр. (Давиташвили 1948, 1966; Завадский 1973). К числу этих понятий относится и «филогенетический преформизм» Любищева (1925). Хотя А.А.Любищев прямо указывал, что преформацию надо понимать только как ограничение возможностей, а не как обязательное развитие в определённом направлении, его взгляды в дальнейшем были переданы как раз в отвергаемом А.А.Любищевым смысле (Ермоленко 1972; Завадский 1973; Завадский, Сутт 1973; Яценко-Хмелевский 1974).

### 3. Локализация источника направленности

В данном разделе пойдёт речь об извечном противопоставлении внешних и внутренних факторов НЭ. Это старая антиномия эктогенеза против эндо- и автогенеза. Ч.Дарвин ([33], стр. 478-479) указывал, что сходные изменения наблюдаются при разных внешних условиях, а разные изменения - при сходных условиях. Отсюда он заключил, что для изменчивости характер организации важнее характера условий. С другой стороны, Ч. Дарвин (1941, с. 298) считал, что «закон условий существования является высшим законом, так как он включает через унаследование прежних изменений и приспособление, и закон единства типа». Оба утверждения не вполне согласованы и примерно в таком же виде вошли в современный селекционизм (СТЭ). «Так называемая ортогенетическая направленность обусловлена тем, что эволюционные изменения фенотипа, возникающие под действием естественного отбора, ограничены возможной полнотой ответа эпигенотипа» (Майр 1968, с. 486). По G.L.Stebbins (1950, с. 501), «все долго продолжающиеся эволюционные тенденции у растений, а также и животных ведомы естественным отбором». Внешнее преобразует внутреннее, которое, стабилизовавшись, постепенно приобретает ведущее значение: эктогенез первичен, автогенез (эндогенез) вторичен. Это представление о вторичности и эктогенетичности всякой упорядоченности унаследовано современной наукой от донаучной метафизики и креационизма. Заметим, что представления о внутренне обусловленной природе правильных форм природных кристаллов также не сразу были приняты. В биологии же до ныне господствует неявное убеждение, что первичная

упорядоченность форм живого привнесена извне. Само по себе «живое вещество» мыслится бесформенным, амёбообразным, в лучшем случае — коацерватоподобным. Между тем мы просто не знаем имманентных свойств биологического пространства, его геометрию (Вернадский 1965; Урманцев 1971). Вполне правомерен как раз противоположный постулат, что специфика биологической пространственной организации имеет эндогенетический характер.

Проблема внешнего–внутреннего ставится для всех уровней организации. Выше было отмечено, что сама по себе системная природа организмов неизбежно ведёт к определённой НЭ. Это относится как к организму в целом, так и ко всем внутриорганизменным системам. Представления о внутренней обусловленности НЭ обычно развивались неселекционистскими теориями. В последние годы они стали развиваться и в рамках селекционизма (Завадский, Сутт 1973). Однако при этом сразу приводится оговорка, что «прежде всего благодаря комбинативной изменчивости и мобилизационному резерву изменчивости популяций эти ограничения частично преодолеваются, что гарантирует сохранение практически необозримого разнообразия направлений процесса эволюции в целом (Там же, с. 45-46).

О «предрасположении» к определённой изменчивости пишут и другие сторонники селекционизма (Кренке 1933-1935; Воронцов 1966; Тимофеев-Ресовский и др. 1969; Гиляров 1970; Любищев 1971; и др.). Преимущественно организмоцентрическую (генотипическую) природу приписывают НЭ, выражающейся в «аналогической изменчивости» (Ч. Дарвин), «гомологических рядах в наследственной изменчивости» (Н.И.Вавилов) и т.п. «В эволюционном аспекте мутационный процесс характеризуется относительной направленностью и неслучайностью... Ограниченность возможных аллельных состояний каждого гена накладывает на его изменчивость явные черты направленности (Дубинин 1958). Это, кстати, обуславливает сходные изменения в эволюции различных видов, на что обратил внимание ещё Н.И.Вавилов в своём известном законе о рядах гомологической изменчивости" (Завадский, Сутт 1973, с. 44-45). Любопытно, что такую же трактовку дают гомологическим рядам сторонники номогенеза (Светлов 1972, с. 84-85).

Безусловно, общность генотипической среды в немалой мере способствует проявлению параллелизма в изменчивости. Но, как уже было сказано, обращение к общей наследственной основе объясняет лишь часть явлений параллелизма. Можно привести много случаев, когда полнота параллелизма обратно пропорциональна систематической близости таксонов. Обращаясь снова к спиральным раковинам, видно, что параллелизм их между головоногими и фораминиферами гораздо полнее, чем между головоногими и брюхоногими. Параллелизм жизненных форм кактусов и молочаев значительно полнее, чем между

кактусами и более близкими к ним Caryophyllaceae. Можно привести множество подобных примеров (Cronquist 1968; Meyen 1973). В подобных случаях бóльшую полноту параллелизма у менее родственных таксонов приходится относить за счёт общности симметричных преобразований морфологических структур определённого вида симметрии, состоящих из сходных целостных компонентов. Органическая целостность при этом, по-видимому, обеспечивается регуляторностью и, следовательно, автономизацией морфогенетических процессов.

Сказанное можно иллюстрировать закономерностями филлотаксиса. Известно, что формулы листорасположения следуют рядам Фибоначчи и реализуются в самых разных группах растений на заведомо негомофилетических частях. Для образования ряда с закономерностью Фибоначчи достаточно, например, чтобы деление клеток было неравнозначным и для следующего деления одной из клеток (материнской или дочерней) нужно было вдвое большее время (Бердышев 1972). Есть и другие сравнительно несложные регуляторные механизмы, которые могут приводить к рядам Фибоначчи. А.П.Бердышев резонно замечает, что предложенная им схема может быть отнесена к целым участкам меристем. Регуляция в этом случае такова, что возникающие целостные структуры вне зависимости от природы морфогенетического агента будут канализованы. Соответственно, для проявления одного и того же типа филлотаксиса, например, в сосновой шишке и корзинке подсолнечника, вовсе нет необходимости допускать унаследование какого-то специфического локуса от общего предка сосновых и сложноцветных. Тот же подход приложим ко многим другим винтовым и спиральным структурам организмов. Аналогично можно интерпретировать повторность рядов расчленения листьев покрытосеменных, с одной стороны, и талломов бурых, красных и зелёных водорослей – с другой стороны. Ясно, что однообразие симметричных преобразований будет ещё более полным на фоне генотипической общности и в сходной среде.

Сказанное в полной мере относится и к признакам других уровней организации, например, к этологическим. Здесь, как и в структурных признаках, изоморфизм часто приходится связывать с самим фактом системной упорядоченности (целостности) этологических актов, а не с отношениями филогенетического родства. Например, поразительная повторность актов поведения высших позвоночных и насекомых (Шовен 1972) едва ли указывает на то, что те же акты были у их общего предка.

Обращаясь к внешним факторам НЭ, не будем задерживаться на тривиальных фактах конвергенции рыб и водных млекопитающих, птиц и летающих ящеров и т.д. О такого сорта НЭ прямо или косвенно связанной с условиями среды, с ортоселекцией достаточно сказано в литературе (Тимофеев-Ресовский и др. 1969; Шмальгаузен 1969; Ги-

ляров 1970; Расницын 1971; Хахина 1972; Закономерности... 1973). Остановимся на тех фактах, возможно свидетельствующих об экзогенной НЭ, которым обычно уделяется меньше внимания.

Если на ранних стадиях развития генетики преобладало убеждение о чуть ли не абсолютной автономности материального субстрата наследственности, отсутствии влияния на него со стороны метаболизма клетки и организма в целом, то сейчас таких взглядов придерживаются уже не все. Наиболее важным в установлении представлений о взаимосвязи метаболизма и кодирующих наследственных структур было, пожалуй, открытие репарирующих систем и резонансного мутагенеза, белковой природы репрессоров и других регуляторных механизмов, связывающих генетическую программу, записанную в ДНК, с ферментными системами. Признаётся, что «существование, сохранение, эволюция и функционирование нуклеиновых кислот в клетке является не только источником синтеза белков, но и само зависит от жизнедеятельности белков и других биохимических и физиологических систем» (Дубинин 1973, с. 4). С другой стороны, в последние 20 лет появляется всё больше данных о неполном переносе генетической информации, прежде всего вирусами (Гершензон 1965; Агол 1973). Эволюционные следствия всех этих важных открытий пока не извлечены в должной мере. Но, возможно, что именно с этой стороны удастся подбросить к объяснению таких давно обсуждаемых в литературе феноменов, как генетическая ассимиляция (С.Н. Waddington), параллельная индукция (диплогенез, генокопии, эффект Болдуина – Ллойд Моргана – Осборна; органический отбор, совпадающий отбор; параллелизм генотипической и модификационной изменчивости) и географический параллелизм (Берг 1957).

Общая черта всех этих явлений в том, что наследственную изменчивость и её параллелизм у неродственных форм не удаётся с должной полнотой объяснить традиционными механизмами микроэволюции, и поэтому многие исследователи склонны видеть здесь прямое или соматически опосредованное влияние внешних фактов на наследственную изменчивость. Факты этого рода были уже суммированы (Давиташвили 1966, 1970; Смирнов 1961; Went 1971; и др.). К сожалению, должному вниманию к этим фактам мешает своеобразная идиосинкразия эволюционистов ко всему, что якобы грозит реабилитацией жоффруизма.

Совершенно непонятными остаются многочисленные примеры географического параллелизма, приведённые в работе F.W. Went (1971). Приобретение диварикатной структуры кустарниками совершенно разных семейств в Новой Зеландии, независимое образование цилиндрических и сходных с падубом листьев у разных семейств в Западной Австралии и многие другие аналогичные случаи не удаётся объяснить каким-либо специфическим для соответствующего региона агентом от-

бора и наводит на мысль, что морфологическая общность неродственных растений, проявляющаяся в отдельных крайне специфических и географически строго локализованных признаках, связана с неполовым переносом (например, вирусами) ответственных за эти признаки хромосомных сегментов. По-видимому, специфическое и передаваемое по наследству морфогенное действие могут оказывать и другие патогенные организмы (например, актиномицеты – Езрух 1973, 1974). О гипотезе неполовой «негенетической трансдукции» постепенно говорят всё больше (Gery 1968, цит. по: Шапошников 1966; Went 1971; Филюков 1972; Schwanitz 1972), причём иногда отношение к ней отрицательное (Оно 1973; Clark 1973).

Насколько такие явления могут быть фактором НЭ, судить трудно. Заманчиво объяснить таким путём некоторые загадочные палеонтологические факты, например, появление скелета у многих групп беспозвоночных на рубеже докембрия и кембрия (Мейен 1973). К сожалению, подобные гипотезы нельзя ни доказать, ни опровергнуть. С другой стороны, обращаясь к неполовому переносу хромосомных сегментов как внешнему, но генетически опосредованному фактору, обуславливающему НЭ, мы рискуем впасть в генетический редуccionизм, упустив из вида другие, более трудные для понимания, но в то же время негенетические факторы направленности (прежде всего такой общий фактор НЭ, как системность объектов).

Рассматривая сочетание внешних и внутренних факторов НЭ, можно повторить всё то, что говорилось в литературе в том же отношении применительно к эволюции вообще. Достаточно полно и с должным вниманием к философским аспектам эта проблема рассмотрена в ряде работ (Крестьянский 1969, 1971; Карпинская 1971, 1973; Камшилов 1972, 1974; и мн. др.). Можно отметить общее стремление эволюционистов уйти от крайностей как авто- и эндогенеза, так и эктогенеза.

В литературе всё большее значение придаётся коэволюции, олицетворяющей взаимодействие внешних и внутренних биотических факторов. К идее коэволюции с большим сочувствием отнёсся ещё Ч.Дарвин, высоко оценивший гипотезу Г.Сапорта о сопряжённой эволюции насекомых и энтомофильных цветков. Эту гипотезу разделяли многие ботаники и зоологи (Parkin 1923; Stebbins 1950; Берг 1958; Тахтаджян 1961, 1970; Леппик 1969; Leppik 1969; Первухина 1970; Kugler 1970; Левина 1971; Cruden 1972; и др.). Сопряжённую эволюцию мы видим у паразита и хозяина, хищника и жертвы, миметирующей формы и модели, растений и фитофагов, партнёров по комменсализму и др. (Ehrlich 1970; Молевич 1972; Полянский 1972; Терехин 1972). В последнее время снова всё больше внимания привлекают явления симбиоза на всех уровнях организации (Meyer-Abich 1963; Ahmadjian 1967; Chambers 1970; Margulis 1970, 1971; Полянский 1971; Schwemmler 1971; Ха-

хина 1972; Шовен 1972). О коэволюции, по-видимому, можно говорить не только в отношении биотических взаимодействий. Сопряжённая эволюция также наблюдается между биотическими и абиотическими компонентами экосистем, что находит отражение в необратимых изменениях осадконакопления и в биохимической эволюции (Яншин 1963; Вернадский 1965; Равикович 1969).

Идея коэволюции подразумевает неразрывную связь внешних и внутренних факторов. Однако в изложении некоторых авторов взаимосвязь обеих групп факторов деформируется, ведёт к примитивной и даже вульгарной телеологии. Эта же идея использовалась в поддержку имманентной целесообразности (Берг 1922). Здесь сводилась к минимуму роль внешних факторов эволюции. Противоположную крайность мы находим в ультраселекционистской трактовке коэволюции, как взаимной ортоселекции, как бы взаимодействия двух внешних факторов. Например, основные конструктивные признаки цветка и соцветия объясняются действием насекомых-опылителей и, наоборот, эволюция ротового аппарата, конечностей, трихомных образований и инстинктов насекомых сводится к селективному давлению цветков. Исключительно за счёт энтомофилии относят факты паразитического параллелизма цветков и соцветий у многих покрытосеменных (Леппик 1969; Leprik 1969). При этом не учитывается, во-первых, что процедура опыления цветка и сходного с ним соцветия совершенно различна, и, во-вторых, что модусы преобразования у цветков и соцветий не являются специфичными ни для энтомофильных покрытосеменных, ни для покрытосеменных вообще. Умножение лепестков, переход к зигоморфности, агрегация цветков в соцветия вполне могут быть сопоставлены с аналогичными процессами у голосеменных и споровых (изменение числа элементов купулы или числа брактеей, образование зигоморфных спорангиев, спорофиллов и спорангиофоров, образование сорусов, синангиев, стробилов, собраний стробилов), не имеющих отношения к энтомофилии. Сказанное о модусах преобразования цветков можно отнести и к насекомым. Эти же соображения вполне применимы ко всем случаям коэволюции, направленность которой может быть интерпретирована лишь с должным учётом взаимодействия внутренних и внешних факторов.

#### 4. Направленность и целесообразность

Главной трудностью, неизменно встававшей перед адептами НЭ, было решение проблемы целесообразности (Ц), которая не была не только решена, но достаточно полно освещена в ортогенезе Эйлера, номогенезе Берга, аристокенезе Осборна, теории типострофизма Шиндевольфа. Предъявляя претензии, часто вполне справедливые, к селекционистской трактовке Ц, эти учения не смогли предложить вза-

мен чего-либо конструктивного. Они или вовсе обходили проблему стороной, или были вынуждены обращаться к представлениям об имманентной Ц, т.е. Ц как основному, далее неразложимому свойству организмов. Как справедливо отметил К.М.Завадский (1973, с. 322), представления об имманентной Ц в неявном виде содержатся и в ламаркистских концепциях, признающих значительную эволюционную роль соматической индукции и (или) прямого приспособления организмов.

Выше говорилось, что даже с селекционистских позиций приходится допускать НЭ хотя бы из-за системной природы организмов. Этот системный фактор НЭ имеет существенно внутреннюю природу. Придя к такому выводу, мы упираемся всё в ту же проблему Ц.

В работе «Проблема целесообразности» А.А.Любищев (2012) различает четыре основных подхода к этой проблеме: 1) эвтелизм – признание существования в природе реальных целеполагающих начал; 2) псевдотелизм – Ц объясняется взаимодействием сил, не заключающих в себе ничего целеполагающего; 3) эврителизм – телеологический подход рассматривается как полезная фикция, временно используемая для отыскания ателических законов природы; 4) ателизм – направление, вовсе не пользующееся телеологическим подходом. Пользуясь этой терминологией, можно сказать, что на позициях эвтелизма стоял Л.С.Берг и другие сторонники представления об имманентной Ц. Псевдотелистическое решение предлагает селекционизм. Эврителизм широко используется неопозитивизмом, для которого каузальные и телеологические принципы выступают в качестве языковых средств, не имеющих отношения к объективной реальности (Макаров 1973). Ателизм наиболее ярко выражен в механистическом редукционизме. С точки зрения последовательного ателизма о целесообразности и целеполагании нельзя говорить даже в отношении сознательной деятельности человека.

По-видимому, следует разграничивать различные аспекты Ц и, прежде всего, различать общую Ц, проявляющуюся в таких универсальных свойствах живого, как способность к самовоспроизведению, активность или реактивность, и частную Ц отдельных конкретных признаков организмов. Необходимо и уточнение понятия цели, с которым нередко связывается некий сознательный, волевой акт. Между тем, ещё К.Бэр указывал, что надо отграничивать сознательно поставленную цель («Zweck») и цель («Ziel») как конечное, детерминированное состояние, завершающее данный процесс. Соответственно Бэр различал «целесообразность» (Zweckmassigkeit) и «целеустремленность» (Zielstrebigkeit). Подробнее о взглядах К.Бэра сказано в других работах Светлов 1964, 1972; Сутт 1973).

Zielstrebigkeit в трактовке К.Бэра полностью соответствует понятию «телеономия» (G.S.Pittendrigh), получившему широкое признание. «По-

видимому, наиболее надёжным критерием для отнесения цепных процессов к классу телеономических может служить наличие в соответствующих системах обратных связей, обеспечивающих автономную регуляцию конечных состояний» (Светлов 1972, с. 6). Заметна тенденция свести всю проблему Ц к телеономии. Некоторые исследователи используют термин «телеономический» лишь для «систем, действующих на основе какой-то программы или закодированной информации» (Майр 1972, с. 53), считая телеономическим лишь онтогенез, но не филогенез. К.Х.Уоддингтон в комментарии статьи Майра, а затем М.Г.Макаров (1973) и Р.С.Карпинская (1973) указали, что и эволюционные процессы могут попадать в число телеономических.

Одним из основных свойств жизни справедливо считают самоорганизацию на разных уровнях, а самоорганизация – всегда ограничение, определённая направленность, оптимизация. Телеономичность эволюционного процесса, регуляторный характер исторических изменений в организации живых существ особенно ярко выступает в явлениях ортоселекции и стабилизирующего отбора (Шмальгаузен 1968).

Придав «цели» телеономический смысл, мы на повышенном основании возвращаемся к представлениям об имманентной Ц, так как и сами организмы, и их сообщества суть динамические системы с положительной обратной связью. Телеономичны и основные свойства живого – целостность, активность, реактивность, метаболизм, репродукция, составляющие костяк общей Ц. Любопытно, что перечисляя эти свойства, Л.С.Берг (1922, с. 6) поставил Ц в один ряд с ними, разменяв понятие Ц на мелкую монету частных адаптации.

Реабилитация понятия имманентной Ц как телеономичности основных проявлений жизни ещё не снимает вопроса о частной Ц, находящей выражение в односторонней или взаимной приспособленности конкретных организмов. Селекционистское решение проблемы частной Ц заключается в изгнании сознательного целеполагания и сведения всей проблемы к филогенетической телеономии. Тем самым приспособление рассматривается как существенно пассивный процесс. В селекционизме «реактивность первична, активность вторична». Это – реакция на неумеренные притязания психоламаркистов и неконструктивный характер их гипотез. В самом деле, принятие взгляда на формативную силу психических усилий (А.Рауль) и объяснение целесообразности ничем не опосредованным действием психики закрывают поле для дальнейших исследований. Такие чисто метафизические представления нельзя ни доказать, ни опровергнуть, ни конкретизировать.

Между тем, значительная роль психических факторов в эволюции подчёркивалась ещё Ч.Дарвином (особенно в контексте полового отбора). Успехи этологии заставили обратить внимание на эволюционную

роль разнообразных этологических механизмов. Некоторые биологи считают, что эволюционные новообразования начинаются со смены поведения или образа жизни. Тем самым меняется вектор отбора, параллельно происходит смена функций (Беклемишев 1974; Майр 1968).

Если изменение в поведении пассивно и детерминировано извне, НЭ приобретает преимущественно телеономический характер. Однако известно немало фактов активного изменения образа жизни, связанного, например, с исследовательской активностью (Шовен 1972). Прежние представления о соответствии поведенческих актов принципам наименьшего действия или движения по линиям наименьшего сопротивления, оказались упрощёнными. Животные нередко стремятся нарушить свой гомеостаз. «Закономерности исследовательской активности – важный аргумент против теории гомеостаза, согласно которой стремление к равновесию – единственная цель и смысл приспособительного поведения животных. Новизна, сложность, непонятность окружающего мира могут быть самостоятельными стимулами, причём животные способны стремиться от меньшей сложности к большей» (Симонов 1971, с. 199).

Важное эволюционное значение может иметь и подражание. Известен пример с британскими синицами, научившимися открывать молочные бутылки и выпивать сливки. Возможно, что первые синицы научились этой операции методом проб и ошибок, стальные – подражая первым (Шовен 1972). Р.Шовен приводит много примеров подражания. Благодаря исследовательской активности и подражанию смена поведения и соответствующие направленные структурные перестройки захватят популяцию гораздо быстрее, чем путём обычных микроэволюционных механизмов. Тем самым Zweck, опосредованная этологическими механизмами, входит в число факторов НЭ.

Элементарное целеполагание проявляется и в том, что называют «опережающим отражением действительности» (Анохин 1973), «моделью потребного будущего» (Бернштейн 1965) и пр. П.К.Анохин считает опережающее отражение, основанное на учёте прошлого опыта (индивида или вида), изначальной закономерностью всего живого. Это как бы этологическая составляющая «общей Ц». О том, что эта составляющая не специфична для наиболее высокоорганизованных животных, косвенно свидетельствуют данные цитоэтологии (Александров 1970).

Вернёмся теперь к проблеме Ц в связи с НЭ, обусловленной системностью живых объектов. Системные ограничения выступают как предварительные условия любых преобразований. О большей или меньшей Ц можно говорить тогда, когда речь идёт о выборе конкретного направления эволюции в рамках системных разрешений. Например, в системе пыльцы и спор в качестве первичных элементов выступают апертуры, по числу и положению которых установлено 7 классов

из 343 ячеек. Из них в природе чаще всего реализуются 42, около 110 встречаются реже, остальные неизвестны (Erdtman, Straka 1961; Сладков 1967).

Вопрос о Ц может ставиться применительно к появлению апертур как таковых и затем сразу к преимуществам каких-то из принципиально возможных типов, выделяемых по апертурам, но не к самому потенциальному разнообразию этих типов.

О том, что признание НЭ не входит в противоречие с требованиями Ц, ещё в 1925 году писал А.А.Любищев. При этом он указывал, что (1) не следует сводить проблему происхождения к проблеме целесообразности; (2) соотношение организмов со средой допускает значительную свободу формообразования; (3) само существование смены функций противоречит представлению о тщательной приспособленности определённого органа, подобной приспособлению ключа к замку; (4) наши воззрения на природу приспособлений весьма шатки; (5) важно отсутствие синхронности во времени возникновения органа и потребности в нём (преадаптация). Высказанные Любищевым положения не утратили своего значения и сейчас. В частности, всё большее признание получает представление об относительном характере Ц (Георгиевский 1974). Эти взгляды Любищева по недоразумению квалифицируют как «номогенетический преадаптационизм», неверно отождествляя с идеей изначальной Ц (Георгиевский 1972).

Статистический характер отбора, действующего в условиях полигении и плейотропии, лишает его возможности заниматься мелочной опекой любого признака. Это даёт организмам значительную степень структурной свободы, что прекрасно видно на корреляционных плеядах (Мамаев 1968; Берг, Колосова 1971; Берг и др. 1973; Колосова 1973), охватывающих далеко не все признаки организма.

## 5. Абиотическая или биотическая природа источника направленности

Как абиотические, так и биотические факторы могут быть внешними и внутренними. Канализующая роль абиотических внешних факторов хорошо известна. Так, прогрессирующая депигментация покровов, редукция или, наоборот, гипертрофия органов зрения хорошо увязываются с пещерными (и вообще подземными) и глубоководными условиями. Прекрасные примеры дают и жизненные формы растений (Серебряков 1962; Серебрякова 1972). Некоторые исследователи склонны вводить в качестве направляющего абиотического фактора глобальные преобразования земной коры. По мнению Е.И.Лукина (1972, с. 132), «ведущую роль геологических пертурбаций в смене старых доминирующих групп новыми можно считать в значительной степени доказанной». При этом приводятся данные о приуроченности аромор-

фозов к фазам интенсивного орогенеза. Обычно в подобных обобщениях исследователи не учитывают существование биохорий, развивавшихся достаточно независимо и с известной асинхронностью (Мейен 1972). В последнее время делаются попытки связать основные этапы эволюции органического мира, а отчасти и НЭ с глобальной «тектоникой плит» (Красилов 1970), различными космическими факторами (Крамаренко, Чепалыга 1974), уменьшением гравитации (Kuchowicz 1971).

Не отрицая возможность направляющего влияния внешних абиотических факторов, приходится признать трудность их конкретного выявления. Каждому фактору может соответствовать более одного структурного преобразования и, наоборот, одно и то же преобразование может стимулироваться более чем одним фактором. Это затрудняет и обсуждение вопроса о прямом влиянии абиотических внешних факторов на эволюцию, которое признавал Дарвин, особенно в последних изданиях «Происхождения видов». Мысль о связи массовой направленной изменчивости с изменением биотопа активно развивает Л.Ш.Давиташвили (1948, 1966, 1970). «Ударным» аргументом в пользу такой связи нередко выступает параллелизм модификационной и генотипической изменчивости (эффект Болдуина – Моргана – Осборна и пр.; см. раздел 3). Этот феномен остаётся неясным. Его селекционистское объяснение через «совпадающий отбор» правдоподобно, но спекулятивно. К сожалению, при обсуждении возможных механизмов, приводящих к эффекту Болдуина – Моргана – Осборна, обходится стороной вопрос о системных ограничениях структурных преобразований, о неизбежном параллелизме в ходе любой полиморфизации (Мейен 1974; Meуen 1973).

Говоря о внутренних абиотических факторах НЭ мы сталкиваемся, во-первых, с молекулярной физико-химической основой эволюционного процесса и, во-вторых, с физическими (преимущественно механическими) ограничениями эволюционных преобразований. Проблема ограничений, а значит и направленности эволюционного процесса в биохимическом аспекте рассматривается во многих работах (Бернал 1969; Кальвин 1971; Голдовский 1973; и др.). Естественным следствием этой ограниченности стало всестороннее использование наличного материала, мультифункциональность на биохимическом уровне (Голдовский 1973). Однако важная роль «биохимического предопределения» ещё не является основанием сведения к нему всех закономерностей эволюции на более высоких уровнях организации (Needham 1936; Кремьянский 1969; Карпинская 1971, 1973). Механические ограничения многообразия организмов проанализированы в некоторых сводках (Thompson D'Arcy 1942; Раздорский 1955). В последние десятилетия соответствующие структурные свойства организмов изучаются бионикой.

Биотические факторы НЭ также могут быть разделены на внутренние и внешние. К последним относятся все биотические компоненты экосистем. Разбирать их мы не будем, поскольку тогда пришлось бы повторять тривиальные факты и обобщения о коэволюции, стабилизирующем или канализирующем влиянии отношений хищник–жертва, паразит–хозяин, растение–фитофагическое животное, планктон–фильтратор и проч. О некоторых возможных нетривиальных биотических внешних факторах НЭ шла речь выше.

Сложнее обстоит дело с внутренними биотическими факторами НЭ. Выделение таковых в сущности равнозначно раскрытию имманентных свойств живого, принципиально не сводимых к свойствам неживых физико-химических компонентов организма. В виталистических концепциях такие свойства описывались терминами «филогенетический рост», «закон совершенствования», «принцип градации» и др. При этом витализм, подчёркивая специфику живого, полностью отделяет как функциональные, так и структурные законы органического мира от неорганического. Многие из этих представлений об имманентных свойствах живого успешно ассимилированы современной биологией. Но это не мешает установлению, преимущественно в рамках общей теории систем, и таких законов, которые не являются специфическими для живой или неживой природы (Урманцев 1972, 1973, 1974).

В заключение остановимся на таких случаях НЭ, которые пока не удаётся связать с конкретными биотическими или абиотическими факторами. В качестве примера можно привести повторность морфологического облика целых фаун. В верхнем палеозое (свита Эстрада-Нова) бассейна реки Параны известна фауна пелеципод, составленная формами, морфологически близкими к тем, которые известны в неогене Юго-Восточной Европы (Runnegar, Newell 1971). Сходная повторность описана для изначально разобщённых малакофаун Юго-Восточной Азии и Южной Америки (Prashad 1930-1931). Это сходство фаун, по-видимому, нельзя относить за счёт действия только биотических или только абиотических факторов. Скорее можно предполагать общую экосистемную природу такого сходства, развившегося на сходной структурной основе. Конкретизировать это общее предположение пока невозможно. Ещё труднее понять описанные Ф.Боасом и излагаемые Л.С.Бергом (1922) противоположно направленные и конвергирующие изменения головного показателя у сицилийцев и евреев, переселившихся в Америку. Л.С.Берг приводит большое количество подобных примеров, свидетельствующих, по его мнению, о прямом действии географического ландшафта на изменчивость (правило Глогера, меланизм островных форм, уподобление представителей разных семейств в манграх и проч.). Аналогичные явления отмечают многие исследователи (Дарвин 1935, 1941; Rensch 1960; Майр 1968; Steenis 1969; Went

1971; Серебрякова 1972; Meyen 1973). Конвергенция, подобная описанной Боасом, наблюдалась у наземных гастропод *Roesilozonites*, где встречное изменение размеров сопровождалось появлением сходства формы, окраски и толщины раковины (Gould 1971). Истолковать эти случаи однонаправленной изменчивости в традиционных понятиях микроэволюции с указанием конкретных факторов отбора пока не удалось.

## 6. Соотношение жёсткой и статистической детерминации

В литературе можно встретить такое противопоставление главных эволюционных доктрин в зависимости от их отношения к роли случайности в эволюции: дарвинизм (селекционизм), дескать, настаивает на том, что в основе эволюции лежат случайные изменения организмов, в то время как номогенез отводит случайности второстепенную роль и считает эволюцию существенно закономерным процессом. Именно такое противопоставление дарвинизма и номогенеза даёт Л.С. Берг (1922). Нередко подчёркивается главное различие филогенеза от онтогенеза, заключающееся в том, что последний детерминирован (запрограммирован), а первый – нет (Тахтаджян 1966; Майр 1972; Яценко-Хмелевский 1974). Э.Майр видит главное различие объектов биологии и классической механики в уникальности биологических существ и явлений.

Из рассеянных в литературе высказываний о соотношении жёсткой (динамической) и статистической детерминации, случайности и необходимости в живой природе можно сформулировать такое общее представление. Жёсткий детерминизм якобы ограничен простыми, например, механическими системами. В сложных системах жёсткая детерминация тоже присутствует, но выявляется с трудом и вынуждает ограничиваться установлением статистических зависимостей. Статистическая детерминация в макромире – следствие ограниченных способностей человека учесть весь комплекс динамических связей. Э.Майр (1972) так и пишет: «Следует помнить, что неопределённость означает не отсутствие причины, а лишь непредсказуемость...». Тем самым понятие случайности отождествляется с понятием непредсказуемости. Случайным считается и событие, появление которого не связано с его значением (например, связь между мутацией и её эволюционным значением случайная). Такой двойной смысл вкладывал в случайность и Дарвин. Признавая, что любое изменение управляется законом, он подчёркивал, что мы считаем изменчивость случайной, ибо не знаем причин конкретных вариаций. С другой стороны, Дарвин приводил ставшую знаменитой аналогию: форма обломков камня зависит от длинного ряда условий, подчинённых естественным законам, но она случайна по отношению к своему последующему употреблению в строительстве.

В биологии наблюдается стремление разделить явления на жёстко (динамически) и статистически детерминированные. Например, как отмечает Р.С.Карпинская (1973, с. 491), у Э.Майра (1972) «фактически получается, что на молекулярном уровне действует жёсткая детерминация, а на эволюционном – вероятностная». А.А.Малиновский (1973, с. 471], пишет: «... даже в физических системах, переходя на молекулярный уровень, мы можем обнаружить, что здесь жёсткая закономерность начинает уже в некоторой степени уступать место процессам, включающим в себя случайность». Хотя Малиновский не касается собственно соотношения микромира (квантово-механического) и макромира в обычном смысле, но его общий подход ясен и весьма типичен: разделяются области действия жёсткого и статистического детерминизма. Встав на такую точку зрения, исследователи обсуждают вопрос о том, где проходит грань между двумя областями: квантовой и классической (Александров 1973).

Между тем, по словам Р.Фейнмана и А.Хибса, «мир не может быть наполовину квантово-механическим, наполовину классическим» (Новик 1973, с. 123). Разграничение процессов на жёстко детерминированные и статистические можно проводить лишь в наших идеализациях (концептуальных моделях). Жёсткий детерминизм действителен для закрытых систем, у которых известны решительно все параметры. Рассматривая актуальные системы (как классические, так и квантовые), мы их искусственно изолируем от внешних связей и умышленно пренебрегаем какими-то внутренними свойствами и отношениями, Суждения о жёсткой детерминации – всегда идеализация. Случайность в этом случае выступает не только как непредсказуемость, но и как результат неизбежного абстрагирования от каких-то свойств и отношений данной системы. Тем самым мы приходим к дополнительности случайности и необходимости, их неразрывной связи и непременно присутствию в каждом изучаемом явлении. При этом случайность и необходимость не только могут, но и должны меняться местами в зависимости от аспекта изучения действительности, т.е. характера идеализации действительности в ходе исследования, от тех свойств и отношений, которые мы умышленно учитываем или опускаем.

Это соотношение случайности и необходимости интуитивно чувствовал Ч.Дарвин, который ушёл от дальнейшего обсуждения этого вопроса, сказав только: «Здесь мы встречаемся с великою трудностью; упоминая о ней, я сознаю, что захожу за пределы собственной области» (1941, с. 567). Антиномичность случайности и необходимости в аспекте НЭ не была учтена Л.С.Бергом, который пытался вовсе обойтись без понятия случайности в теории эволюции.

Напротив, в селекционистских учениях сквозит убеждение, что в силу уникальности и сложности биологических объектов принципи-

ально нельзя рассчитывать на выведение законов нестатистической природы. Такое утверждение справедливо лишь при запрете на какие бы то ни было идеализации. Накладывать же такой запрет нет смысла, поскольку невозможно изучать органический мир, не выделив аспектов исследования.

Выделение аспекта (морфологического, биохимического, исторического, экологического, таксономического и проч.) означает вычленение как материальных (энергетические, информационные, вещественные), так и идеальных (сходство, различие) связей между объектами, установление законов (этих связей), которые могут быть, а могут и не быть статистическими. Например, если показано, что расчленение уплощённого фотосинтезирующего органа (листа, филлодия, таллома) может идти 81 способом, считая до первого порядка расчленения (Meulen 1973), и все эти способы реализуются в природе, то в самом этом законе расчленения нет ничего статистического. Устанавливая подобные нестатистические законы по любым свойствам и отношениям организмов, для любых уровней системности, мы указываем, что должно быть и чего не должно быть для живых систем. Введя затем наши идеализации в реальный мир, мы ту же столкнёмся со статистическими зависимостями в частоте встречаемости отдельных свойств, в их распределении по таксонам, фитохориям, экологическим нишам, и пр.

Это отношение случайности и необходимости, жёсткой и статистической детерминации хорошо выразил Н.П.Кренке (1933-1935). Выведя некоторые структурные законы изменчивости растений, он говорил о случайности появления данного признака у данного растения и о неслучайности (закономерности) выражения этого самого признака. Если же нас будет интересовать не данная морфологическая структура, а скажем, влияние эдафических условий на степень изменчивости, то конкретное структурное проявление изменчивости будет восприниматься как случайное. Сама постановка вопроса: что лежит в основе эволюции и её определённой направленности, – случайность или необходимость, статистический или жёсткий детерминизм, – оказывается неправомерной.

Номогенез Берга и сходные доктрины, говоря о нестатистических законах эволюции, иллюстрируют их большей частью действительно нестатистическими законами формы. Круг таких нестатистических законов можно было бы расширить за счёт симметричных (структурных и динамических) законов преобразования на других уровнях организации. В неявном упоре на системную упорядоченность в пределах определённых уровней организации – рациональный момент номогенеза. Ясно, что нестатистические по природе структурные разрешения (потенции) сталкиваются с актуальными надсистемными запретами, результат действия которых – невыполнение логически возможного (в

данной концептуальной системе), резкие перепады в частотах встречаемости отдельных членов полиморфических совокупностей, собственные статистические законы (Тимофеев-Ресовский и др. 1973). Реализация нестатистических законов через статистические и не была учтена номогенезом. В нём не нашло отражение то, что отбор (будь то положительный или отрицательный) имеет существенно статистический характер.

Противоположный недостаток свойствен селекционизму. Сделав важный шаг от организмоцентризма к популяционистскому мышлению, осознав статистический характер фундаментальных биологических явлений (динамики популяций, экосистемных взаимодействий и пр.), селекционизм фактически исключил из рассмотрения упомянутые выше нестатистические законы. Остался незамеченным тот факт, что в пределах данной целостной и идеализированной системы преобразование может идти конечным числом способов и сам набор логически возможных путей преобразования нестатистичен по природе. Осознав это, мы получаем возможность снять упомянутое выше главное противоречие между селекционизмом и номогенезом (Мейен 1974).

В предшествовавшем анализе пришлось обойти стороной вопрос о том, а можно ли говорить о некоей онтологической случайности, безотносительной к неспособности субъекта познать все связи и отношения объектов. Иными словами, можно ли отождествлять случайность и непредсказуемость, как это делали многие сторонники селекционизма в полемике с номогенезом, например, Б.М.Козо-Полянский (1923)? Ведь тем самым подразумевается, что мир жёстко детерминирован, а всякая случайность лишь результат незнания «скрытых параметров» системы. Подобные представления неоднократно обсуждались в физике и обычно отвергались (Антипенко 1973; Пахомов 1973; Сачков 1973). Было показано, что распад ядер, «проживших» в 30-40 раз дольше периода полураспада элемента, происходит по всё тем же статистическим законам. Отсортированные «долгожители» ничем не отличались от обычных атомов элемента (R. Winter 1962 – цит. по: Антипенко 1973, с. 52). Нечто подобное мы видим и в статистическом механизме естественного отбора. Парк и Ллойд изучали вытеснение видов у жуков-чернотелок (Шовен 1972, с. 148). При определённых условиях *Trilobium castaneum* вытесняет *T. confusum*. Всё же даже при сохранении выигранных для *T. castaneum* условий он изредка оказывался побеждённым. «Победоносные» линии *T. confusum* выделяли и снова объединяли с *T. castaneum*. Однако процент опытов, в которых побеждали *T. castaneum*, от этого не изменился.

В вероятностном мире неклассической науки «можно всё, кроме того, что нельзя ... всё, что не запрещено, дозволено, но это не жёсткие дозволения-предписания. Всё, что не запрещено ... возможно и действ-

вительно происходит с разными вероятностями» (Баженов 1973, с. 390). На первый взгляд, это представление в корне противоречит идее НЭ. В действительности же статистичность мира, в том числе и актуальных запретов, накладываемых извне на внутрисистемные разрешения, делает возможной реализацию всех мыслимых членов данного полиморфического множества. «Иначе говоря, в большой массе объектов всё возможное становится действительным. Так, в городе с достаточно многочисленным населением за сравнительно небольшой срок осуществляется практически всё, что вообще может случиться с человеком. Это утверждение может рассматриваться не только как констатация совершившегося, но и как основание для прогнозов на будущее, притом без сколько-нибудь детального учёта конкретного сплетения причин и следствий» (Пахомов 1973, с. 171). Именно так и получается с реализацией в природе выводимого системными методами (Урманцев 1970, 1972, 1973; Meуen 1973; Мейен 1974) многообразия организмов. По аналогии с многочисленным городским населением можно сказать, что в достаточно крупном таксоне за достаточный отрезок времени происходит всё, что вообще может случиться с представителем этого таксона. В крупных таксонах с необычайной полнотой реализуются логически допустимые направления полиморфизации разных признаков. Отсюда и та полнота параллелизма, которая наблюдается между крупными и многообразными таксонами и которая неспроста поражала воображение биологов, приводя к представлениям о НЭ. Поистине эволюция направлена в своей ненаправленности (отсюда полнота параллелизма между полиморфными группами) и ненаправлена в своей направленности (отсюда огромный полиморфизм по разным признакам в достаточно крупных группах).

## 7. Преформизм или канализованность

Отрицая телеономичность филогенеза, Майр не учёл, что отбор с устойчивым вектором делает эволюцию телеономическим процессом. Однако дело не только в отборе. Ограниченность направлений преобразования любой конкретной структуры будет наблюдаться в онто- и филогенезе, в полиморфизме гомодинамных частей одной особи и гомологичных частей разных особей (следствие системной природы организмов и их частей). Ограниченность онтогенетического формообразования нашла отражение в понятии «эквивинальности» (Дриш 1915). Г.Дриш указал на существование регуляции, ведущей формообразование различными путями к одному и тому же конечному состоянию. К.Уоддингтон (1964) конкретизировал понятие эквивинальности, введя дополнительное понятие креода (creode), которое отражает не просто следование к определённому состоянию, а сам путь развития. Это примерно то же, что и «канализованность развития». Различие креода

и эквивинальности существенно с точки зрения общих законов сохранения. Если в случае эквивинальности сохраняется некая определённая величина, то креод означает сохранение типа изменения (процессуальное сохранение – Баженов 1973, с. 382).

Такое же соотношение определённых конечных состояний (эквивинальности) и пути развития (креода) можно видеть и в филогенезе. Было предложено (Мейен 1974) оставить понятие креод в качестве обобщающего для всех случаев ограниченности формообразования и различать онтокреоды и филокреоды. Ограниченность полиморфизма между гомодинамными частями одной особи была названа интракреодом, а между гомологичными частями разных особей – экстракреодом. Главное структурное отличие между онто- и филогенетическими процессами тогда будет не в том, что первые идут по креоду, тогда как вторые нет, а в том, что онтокреоды более тесно связаны с эквивинальностью, чем филокреоды. Это существенное различие между онто- и филогенезом и не нашло отражения в ранних номогенетических концепциях, на что впервые указал А.А.Любищев (1925, с. 141), разбирая взгляды Л.С.Берга (1922) и Д.Н.Соболева (1924): «оба автора недостаточно проводят различие между строгой закономерностью самого процесса (т.е. филокреодом – С.М.) и ограниченностью многообразия известной предопределённостью (эквивинальностью – С.М.) конечных или наиболее устойчивых этапов, особенно преформацией». К сожалению, это существенное уточнение понятия преформации прошло мимо внимания К.М.Завадского (1973), А.А.Яценко-Хмелевского (1974) и других критиков номогенеза, которые приписывают Любищеву критикуемую им самим трактовку преформации.

Смешение «сохранения состояния» и «процессуального сохранения» характерно не только для эволюционных, но и для других биологических концепций. Проведение различий между обоими понятиями позволяет точнее сформулировать проблемы. Когда Э.Баур в 1912 году ввёл понятие «нормы реакции», вся проблема наследственности приобрела существенно иной вид. Говоря о наследовании признаков, мы подразумеваем «сохранение состояния» в чреде поколений. Наследование «нормы реакции» соответствует «процессуальному сохранению». Наследуется не определённое состояние признака, а «потенциальная широта» его изменчивости (К.Детто).

Аналогичное разграничение полезно ввести и в других областях биологии. Например, в классической морфологии «сохранению состояния» отвечает архетип. Инвариантой (типом) мыслится некое геометрическое (арифметическое) среднее между конкретными проявлениями данного признака (Smirnov 1925). Если исходить из «процессуального сохранения», то понятие типа изменится. Говоря об аллометрическом росте, Л.Берталанффи (1942 – цит. по: Hennig 1950, с. 168) указы-

вал, что диагностическое значение имеет не пропорция определённого органа, а «закон изменения пропорции». Признаком вида или расы, писал Н.П.Кренке (1933-1935, с. 96), служат не отдельные листья, а закономерности их изменчивости. Этот подход должен быть распространён на все свойства организмов. Переместив центр тяжести на инвариантный характер не отдельных состояний, а их преобразования (Meуen 1973; Мейен 1974), можно преодолеть главный недостаток классической типологии («идеалистической» морфологии), считающей истинной сущностью идеальный усреднённый тип, а все актуальные формы лишь отклонением от него. Классический тип (архетип) позволяет лишь обобщить известное и проследить гомологии. Если же опираться на закон преобразования признака, можно вывести недостающие члены полиморфических рядов (множеств), целенаправленно искать в пределах данного таксона члены с интересующими нас свойствами. Например, если в разных таксонах установлено закономерное преобразование, описываемое последовательностью  $A, B, C, D, \dots, N$ , и если нас интересуют все организмы со свойством  $C$ , то поиск их должен вестись прежде всего в тех таксонах, где имеются другие члены той же последовательности.

Разграничивая «сохранение состояния» и «процессуальное сохранение» в эволюции, мы, очевидно, не должны всю проблему НЭ сводить к филокреодам. В эволюции мы сталкиваемся с обоими типами сохранения. Например, некоторые параметры организмов достигли физического предела (Мороз 1972). Достигнуты пределы чувствительности фоторецепторов (восприятие одного фотона) и хеморецепторов (реакция на одну молекулу). К эквифинальности эволюции, когда несколько линий завершается определённым устойчивым состоянием, можно отнести независимое приобретение многих признаков при переходе тетрапод с одного эволюционного уровня на другой (Татаринов 1970), образование семязачатков или сходных с ними, а также заключающих их структур у разных групп высших растений (Andrews 1961; Красилов 1970, 1973), многие стороны эволюции наземных членистоногих (Гиляров 1970), появление массивов вторичной древесины у разных групп высших растений и др. Часто филогенетический параллелизм проявляется не в однонаправленном движении к определённому состоянию, а в постепенном направленном сдвиге частоты встречаемости членов в определённом полиморфическом ряду с сохранением довольно широкого диапазона этого полиморфизма. Например, в филогенетической линии от прогимноспермов к покрытосеменным происходит общее увеличение числа оболочек вокруг мегаспоры. У прогимноспермов это только стенка спорангия, а у цветковых – сложная система покровов. Но на этой же линии мы видим слияние покровов и различную степень их редукции, а некоторые современные по-

крытосеменные (сем. Balanophoraceae) в результате редукции покровов семязачатков функционально возвращаются к голосемянности — пыльца воспринимается непосредственно семязачатком (Терехин, Яковлев 1967). В подобных случаях «сохранение состояния» сочетается с «процессуальным сохранением». Таксон переходит на следующую ступень, не покидая навсегда предыдущую, а лишь расширяя морфогенетические потенции. Реализация разных потенций происходит с неодинаковой частотой, неодинакова и полнота реализации одних и тех же потенций от таксона к таксону. По некоторым признакам эволюция протекает вообще без расширения потенций, а лишь за счёт изменения частоты встречаемости членов в одном и том же полиморфическом множестве. Этот феномен тривиален в микроэволюции, но прослеживается и в макроэволюции (Meuен 1973). Это не всегда учитывается, и в результате исследователи безуспешно трудятся над созданием «кодекса примитивности» в пределах таких полиморфических множеств.

В номогенетических концепциях наибольшее значение обычно придавалось филогенетической эквивиальности, хотя основной смысл НЭ скорее заключается в «процессуальном сохранении». Детерминирована не столько конечная стадия, сколько совокупность филогенетических каналов (филокреодов). Напрашивается едва ли чисто внешняя аналогия между теоретической биологией и теоретической физикой. И тут, и там намечается переход к более высокой содержательной идентификации, ведётся поиск не только констант, но и инвариант в преобразованиях (Rosen 1972). В обоих случаях «мы сталкиваемся с характерной для науки констатацией тождества значений всё более сложных величин» (Кузнецов 1972, с. 175).

## 8. Пространственно-временная локализация направленности

О пространственной локализации уже шла речь выше (географический параллелизм и пр.). Сейчас мы кратко остановимся на временном аспекте НЭ. Известно немало примеров разновременного появления одних и тех же признаков в разных группах, повторного появления сходных форм в одной группе в разные эпохи (Берг 1922; Соболев 1924; Bretsky 1973). Так, переход от ромбической чешуи к круглой происходит у всех подклассов костных рыб, но в разное время (Обручев 1972). Гораздо более интересны случаи более или менее синхронных преобразований в разных филогенетических ветвях. Соответствующие факты были во множестве описаны К.Ваагеном, С.Букманом, Р.Ведкингом, О.Бульманом, О.Шиндевольфом, Е.Д.Сошкиной и другими палеонтологами и широко использовались для целей стратиграфии (Меннер 1962). Палеонтологи часто датируют породы по «уровню развития» тех или иных форм (Vlerk 1973). Правда, опыт биостратигра-

фии показывает, что в разных биохориях одному и тому же «уровню развития» часто соответствуют разновозрастные организмы. Факты параллельной изменчивости разных таксонов во времени суммированы в ряде работ (Берг 1922; Меннер 1962; Давиташвили 1970).

Многие авторы указывали на несовпадение основных этапов эволюции флоры и фауны, причём считалось установленным и даже возводилось в статус эволюционного закона (Potonie 1952) положение о том, что флора «опережает» фауну. Эти представления оказались упрощёнными (Мейен 1972; Красилов 1973). У растений (Красилов 1973), как и у наземных тетрапод (Robinson 1971) в течение мезозоя наблюдался своеобразный «зигзаг эволюции». В триасе организмы, морфологически более продвинутые по числу млекопитающих и ангиоспермидных признаков, уступили место менее продвинутым по этим же признакам группам. На рубеже мела и палеогена происходит обратное изменение в обоих царствах.

Палеонтологическая летопись даёт примеры приуроченности отдельных характерных признаков к определённым отложениям одного района. Например, у многих растений верхнего палеозоя Ангариды (*Rufloria*, *Slivkovia*, *Entsovia*), по-видимому, не связанных родством, появляются дорсальные устьичные желобки (Мейен 1969). Подобных фактов имеется пока немного.

Наконец, детерминированность структур может быть внепространственной и вневременной, не приуроченной к определённым эпохам и участкам Земли. Эта системно-структурная детерминированность нередко сводится к перечислению всех мыслимых комбинаций определённых элементов. Такова ограниченность в типах анастомозов между жилками листьев растений и крыльев насекомых, ограниченность в классах спиралей у разных организмов. Не обнаруживают определённой локализации в пространстве и времени различные повторные мутации. Ещё Ч.Дарвиным (1941) были приведены многочисленные примеры снова и снова появляющихся то тут, то там свиней с одним копытом, таксоподобных собак и др.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, как фактический материал, так и соображения общего порядка показывают, что мы имеем право говорить об определённой направленности эволюции. Это не значит, что мы должны принять крайние преформистские взгляды, стать на позиции финализма. Это значит только, что мы имеем право исходить из представлений об общей закономерности эволюционного процесса, складывающейся из частных законов, свойственных разным уровням организации живой природы. Возможно, по мере познания этих законов эволюция будет представляться всё более и более направленной. При этом

следовало бы попытаться непротиворечиво воссоединить всё ценное, что было высказано в других эволюционных доктринах, не ставя им в упрёк неточность формулировок, чрезмерный акцент на отдельные аспекты эволюции и не вполне оправданные философские посылки и обобщения. В.С.Тюхтин (1972, с. 236) отметил две глобальные тенденции в науке – диалектизацию и математизацию современного научного познания. Не выявляя законов эволюции, мы не можем математизировать эволюционное учение. Но само выявление законов немислимо без диалектизации биологического мышления.

### Л и т е р а т у р а

- Агол В.И. 1973. Протовирусы – переносчики генетической информации // *Природа* 11: 28-35.
- Александров А.Д. 1973. Связь и причинность в квантовой области // *Современный детерминизм. Законы природы*. М.: 335-364.
- Александров В.Я. 1970. Проблема поведения на клеточном уровне (цитозология) // *Успехи соврем. биол.* 69, 2: 220-240.
- Анохин П.К. 1973. Философские аспекты теории функциональной системы // *Философские проблемы биологии*. М.: 78-104 (РЖ Биол. 1973, 9А8).
- Антипенко Л.Г. 1973. *Проблема физической реальности*. М.: 1-262.
- Баженов Л.Б. 1973. Принцип детерминизма и законы сохранения // *Современный детерминизм. Законы природы*. М.: 375-397.
- Беклемишев К.В. 1974. О возможных и осуществлённых направлениях эволюции беспозвоночных // *Журн. общ. биол.* 35, 2: 209-222 (РЖ Биол. 1974, 8А43).
- Берг Л.С. 1922. Номогенез или эволюция на основе закономерностей // *Тр. Геогр. ин-та* 1: III-VIII, 1-306.
- Берг Р.Л. 1957. Типы полиморфизма // *Вестн. Ленингр. ун-та* 21: 115-139.
- Берг Р.Л. 1958. Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору в эволюции цветка // *Бот. журн.* 43, 1: 12-27.
- Берг Р.Л., Калинин О.М., Колосова Л.Д. 1973. Сопоставление внутривидовой и межвидовой изменчивости у вероник (род *Veronica*) // *Журн. общ. биол.* 34, 2: 216-226 (РЖ Биол. 1973, 7В528).
- Берг Р.Л., Колосова Л.Д. 1971. Корреляционные плеяды признаков у *Veronica serpyllifolia*, *V. chamaedrys* L. и *V. krylovii* Schischk // *Бот. журн.* 56, 8: 1083-1094 (РЖ Биол. 1971, 12В423).
- Бердышев А.П. 1972. О некоторых математических закономерностях биологических процессов // *Журн. общ. биол.* 33, 5: 631-637.
- Бернал Д. 1969. *Возникновение жизни*. М.: 1-391.
- Бернштейн Н.А. 1965. На путях к биологии активности // *Вопр. философии* 10: 65-78.
- Благовещенский А.В. 1973. Внешняя среда и внутренние факторы эволюции растений // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 78, 3: 63-75 (РЖ Биол. 1973, 11А12).
- Борисяк А.А. 1947. *Основные проблемы эволюционной палеонтологии*. М.; Л.: 1-79.
- Вавилов Н.И. 1967. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // *Избр. произведения в 2 томах*. Л.: 7-61.
- Вернадский В.И. 1965. *Химическое строение биосферы Земли и её окружения*. М.: 11-355.
- Вишаренко В.С. 1972. К вопросу о селективности как моменте организации живых систем // *Организация и эволюция живого*. Л.: 56-57 (РЖ Биол. 1973, 4А14).
- Воронцов Н.Н. 1966. О гомологической изменчивости // *Проблемы кибернетики* 16: 221-229.

- Георгиевский А.Б. 1972. Номогенез и проблема органической целесообразности // *Наука и техника. Вопр. истории и теории*. Л., 7, 2: 77-78 (РЖ Биол. 1973, 10А248).
- Георгиевский А.Б. 1974. *Проблема преадаптации*. Л.: 1-146 (РЖ Биол. 1974, 8А208К).
- Гершензон С.М. 1965. Вирусная трансдукция наследственного признака у тутового шелкопряда // *Вопр. вирусол.* 2: 172-176.
- Гиляров М.С. 1970. Закономерности и направления филогенеза // *Журн. общ. биол.* 31, 2: 179-188 (РЖ Биол., 1970, 8А44).
- Гиляров М.С. 1970. *Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше*. М.: 1-276 (РЖ Биол., 1971, 1А66К).
- Голдовский А.М. 1973. Биохимия и проблемы эволюции // *Проблемы эволюции*. Новосибирск, 3: 57-82 (РЖ Биол. 1974, 1А33).
- Давиташвили Л.Ш. 1948. *История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней*. М.; Л. 1-575.
- Давиташвили Л.Ш. 1966. *Современное состояние эволюционного учения на Западе*. М.: 1-242.
- Давиташвили Л.Ш. 1970. *Изменчивость организмов в геологическом прошлом*. Тбилиси: 1-252 (РЖ Геол. 1972, 6Б152).
- Данилевский Н.Я. 1885-1889. *Дарвинизм. Критическое исследование*. СПб.: 1, 1: I-XII, 1-519; 1, 2: I-XVI, 1-530; 2: 1-200.
- Дарвин Ч. 1935. *Происхождение видов*. М.; Л.: 101-630.
- Дарвин Ч. 1941. *Изменение животных и растений в домашнем состоянии*. М.; Л.: 25-619.
- Догель В.А. 1952. Процесс олигомеризации и полимеризации числа органов во время эволюции животных // *Учён. зап. Ленингр. ун-та* 141: 3-44.
- Догель В.А. 1954. *Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных*. Л.: 1-368.
- Дриш Г. 1915. *Витализм. Его история и система*. М.: 1-279.
- Дубинин Н.П. 1973. О сущности явления наследственности // *Журн. общ. биол.* 34, 1: 3-12.
- Езрух Э.Н. 1973. Изменчивость конидиеносцев у патогенных видов рода *Verticillium* Wallr. // *Новости систематики низших растений*. Л., 10: 141-147 (РЖ Биол. 1974, 4В182).
- Езрух Э.Н. 1974. Изменчивость патогенных видов рода *Verticillium* Wallr. при воздействии биогенного фактора // *Новости систематики низших растений*. Л., 10: 148-160 (РЖ Биол. 1974, 4В185).
- Ермоленко М.Т. 1972. Критика номогенеза в 20-е годы // *Наука и техника. Вопросы истории и теории*. Л., 7, 2: 79-80 (РЖ Биол., 1973, 10А249).
- Завадский К.М. 1973. *Развитие эволюционной теории после Дарвина 1859-1920-е годы*. Л.: 1-420 (РЖ Биол., 1974, 2А232К).
- Завадский К.М., Сутт Т.Я. 1973. К вопросу о природе ограничений эволюционного процесса // *История и теория эволюционного учения*. I. Л.: 42-47.
- Заварзин Г.А. 1969. Несовместимость признаков и теория биологической системы // *Журн. общ. биол.* 30, 1: 33-41.
- Заварзин Г.А. 1974. *Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей*. М.: 1-141.
- Закономерности прогрессивной эволюции*. 1972. Л.: 1-401 (РЖ Биол. 1973, 6А33).
- Заморский А.Д. 1972. Прогресс и полимеризация живых систем // *Закономерности прогрессивной эволюции*. Л.: 157-167 (РЖ Биол. 1973, 6А48).
- Каден Н.Н., Урманцев Ю.А. 1971. Изомерия в живой природе. II. Результаты исследований // *Бот. журн.* 56, 2: 161-174.
- Кальвин М. 1971. *Химическая эволюция*. М.: 1-240.
- Камшилов М.М. (1972) 2008. Фенотип и генотип в эволюции // *Рус. орнитол. журн.* 17 (416): 675-694.

- Камшилов М.М. 1974. *Эволюция биосферы*. М.: 1-254 (РЖ Биол. 1974, 8A26K).
- Канаев И.И. 1963. *Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии*. М.; Л.: 1-298.
- Карпинская Р.С. 1971. О методологической функции понятия отбора // *Философские проблемы эволюционной теории*. Ч. 2. М.: 123-143 (РЖ Биол. 1971, 9A61).
- Карпинская Р.С. 1973. Редукционизм и понятие элементарного биологического акта // *Философские проблемы биологии*. М.: 143-151 (РЖ Биол. 1973, 9A15).
- Козо-Полянский Б.М. 1923. *Последнее слово антидарвинизма (критика номогенеза)*. Краснодар: 1-129.
- Колосова Л.Д. 1973. К вопросу о дивергенции корреляционных плеяд (На примере 12 видов вероник) // *Журн. общ. биол.* **34**, 1: 58-65 (РЖ Биол. 1973, 5A44).
- Комаров В.Л. 1940. *Учение о виде у растений*. М.; Л.: 1-245.
- Крамаренко Н.Н., Чепалыга А.Л. (ред.) 1974. *Космос и эволюция организмов*. М.: 1-364.
- Красилов В.А. 1970. К вопросу о происхождении и гомологии репродуктивных органов цветковых растений // *Журн. общ. биол.* **33**, 6: 679-689.
- Красилов В.А. 1973. Этапность эволюции и её причины // *Журн. общ. биол.* **34**, 2: 227-240 (РЖ Биол. 1973, 7A19).
- Кремянский В.И. 1969. *Структурные уровни живой материи*. М.: 1-295.
- Кремянский В.И. 1971. О понятиях эктогенеза и саморазвития в теории эволюции // *Философские проблемы эволюционной теории*. М., **2**: 106-122 (РЖ Биол. 1971, 9A60).
- Кренке Н.П. 1933-1935. Соматические показатели и факторы формообразования // *Феногенетическая изменчивость*. М., 1: 11-415.
- Кузнецов Б.Г. 1972. *Разум и бытие*. М.: 1-288.
- Купцов А.И. 1960. Параллелизм в изменчивости у систематически удалённых видов растений // *Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции*. М.; Л.: 119-124.
- Кэйн А. 1958. *Вид и его эволюция*. М.: 1-244.
- Левина Р.Е. 1971. *Очерки по систематике растений*. Ульяновск: 1-192 (РЖ Биол. 1973, 10B422).
- Лепшик Е.Е. 1969. Гомологические и аналогические ряды в эволюции типов цветков // *Генетика* **5**, 5: 12-23 (РЖ биол. 1969, 12B325).
- Ливанов Н.А. 1970. Общие биологические закономерности эволюции // *Вопросы эволюционной морфологии и биоценологии*. Казань: 3-11 (РЖ Биол. 1971, 5A53).
- Лукин Е.И. 1972. Проблема типов животного мира и теория ароморфозов // *Проблемы эволюции*. Новосибирск, **2**: 124-143 (РЖ Биол. 1972, 12A34).
- Любищев А.А. 1925. Понятие эволюции и кризис эволюционизма // *Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те* **4**, 4: 137-153.
- Любищев А.А. 1965. Систематика и эволюция // *Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция*. Свердловск: 45-57.
- Любищев А.А. 1968. Проблемы систематики // *Проблемы эволюции*. Новосибирск, **1**: 7-29.
- Любищев А.А. (1971) 2005. О критериях реальности в таксономии // *Рус. орнитол. журн.* **14** (283): 255-272.
- Любищев А.А. 2012. Проблема целесообразности // *Рус. орнитол. журн.* **21** (779): 1771-1812.
- Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. М.: 1-597.
- Майр Э. (1972) 2005. Причина и следствие в биологии // *Рус. орнитол. журн.* **14** (289): 471-484.
- Макаров М.Г. 1973. Причинность и проблема телеологии // *Современный детерминизм. Законы природы*. М.: 304-327.
- Малиновский А.А. 1973. О причинности в биологии // *Современный детерминизм. Законы природы*. М.: 468-481.

- Мамаев С.А. 1968. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. 1. Формы изменчивости // *Тр. Ин-та экол. растений и животных Урал. фил. АН СССР* **60**: 3-54 (РЖ Биол, 1969, 9В423).
- Мейен С.В. 1969. Новые роды *Entsovia* и *Slivkovia* из пермских отложений Русской платформы и Приуралья // *Палеонтол. журн.* 4: 93-100 (РЖ Геол. 1970, 6Б306).
- Мейен С.В. 1972. Основные проблемы палеофлористики карбона и перми // *Стратиграфия. Палеонтология*. Т. 3 (Итоги науки и техн. ВИНТИ АН СССР). М.: 94-107 (РЖ Геол. 1972, 11Б269).
- Мейен С.В. 1973. Жизнь в «безжизненную эру» // *Природа* 4: 115-117.
- Мейен С.В. 1974. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // *Журн. общ. биол.* **35**, 3: 353-364, (РЖ Биол. 1974, 9А31).
- Меннер В.В. 1962. Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит // *Тр. Геол. ин-та АН СССР* **65**: 3-373.
- Молевич Е.Ф. 1972. Регресс как одна из тенденций органической эволюции // *Закономерности прогрессивной эволюции*. Л.: 259-269 (РЖ Биол. 1973, 6А55).
- Мороз П.Э. 1972. Эволюция биологических параметров к их физическим пределам // *Закономерности прогрессивной эволюции*. Л.: 270-285 (РЖ Биол. 1973, 6А56).
- Новик И.Б. 1973. Детерминизм и диалектико-материалистический монизм // *Современный детерминизм. Законы природы*. М.: 98-124.
- Обручев Д.В. 1972. Некоторые критерии филогенетических исследований на примере низших позвоночных // *Палеонтол. журн.* 3: 56-71.
- Оно С. 1973. *Генетические механизмы прогрессивной эволюции*. М.: 1-222.
- Пахомов Б. Я. 1973. Необходимость и случайность, возможность и действительность в причинных связях // *Современный детерминизм. Законы природы*. М.: 165-188.
- Первухина Н.В. 1970. *Проблемы морфологии и биологии цветка*. Л.: 1-168.
- Полянский Ю.И. 1971. О своеобразных чертах прогрессивной эволюции на клеточном уровне организации // *Журн. общ. биол.* **32**, 5: 541-548 (РЖ Биол. 1972, 1А32).
- Полянский Ю.И. 1972. Эволюция простейших и морфофизиологические закономерности эволюционного процесса // *Закономерности прогрессивной эволюции*. Л.: 286-293 (РЖ Биол. 1973, 6А57).
- Равикович А.И. 1969. Развитие основных теоретических направлений в геологии XIX века // *Тр. Геол. ин-та АН СССР* **189**: 5-248.
- Раздорский В.Ф. 1955. *Архитектоника растений*. М.: 1-431.
- Расницын А.П. 1971. О несводимости макроэволюционных процессов к микроэволюции // *Философские проблемы эволюционной теории*. М., 2: 171-178 (РЖ Биол. 1971, 8А73).
- Ратнер В.А. 1973. Математическая теория эволюции менделевских популяций // *Проблемы эволюции*. Новосибирск, 3: 151-213 (РЖ Биол. 1974, 2А109).
- Розанова М.А. 1946. *Экспериментальные основы систематики растений*. М.; Л.: 1-255.
- Сачков Ю.В. 1973. Жёстко детерминированные и статистические закономерности // *Современный детерминизм. Законы природы*. М.: 237-263.
- Светлов П.Г. 1962. К анализу понятий параллелизма и дивергенции // *Вопросы общей зоол. и мед. паразитологии*. М.: 215-228.
- Светлов П.Г. 1964. О целостном и элементаристическом методах в эмбриологии // *Архив анат., гистол. и эмбриол.* **46**, 4: 3-26.
- Светлов П.Г. 1972. Параллелизм как принцип эволюционной морфологии (работы русских биологов 20-х годов XX в.) // *Наука и техника. Вопросы истории и теории*. Л., 7, 2: 84-88 (РЖ Биол, 1973, 10А251).
- Светлов П.Г. 1972. Онтогенез как целенаправленный (телеономический) процесс // *Архив анат., гистол. и эмбриол.* **63**, 8: 5-16.
- Северцов А.Н. 1939. *Морфологические закономерности эволюции*. М.; Л.: 55-610.
- Серебряков И.Г. 1962. *Экологическая морфология растений*. М.: 1-378.

- Серебрякова Т.И. 1972. Учение о жизненных формах на современном этапе // *Ботаника* (Итоги науки и техн. ВИНТИ АН СССР). М, 1: 84-169.
- Сетров М.И. 1971. *Организация биосистем*. Л.: 1-272.
- Симонов П. 1971. Искрящие контакты // *Новый мир* 9: 188-205.
- Сладков А.Н. 1967. *Введение в спорово-пыльцевой анализ*. М.: 3-269.
- Смирнов Е.С. 1961. Наследование приобретения ритмики размножения у *Neotuzys circumflectus* Buckt. (Aphidae) // *Журн. общ. биол.* 22, 3: 164-178.
- Соболев Д.Н. 1924. *Начала исторической биогенетики*. Симферополь: 1-203.
- Старк Ю.С. 1966. Принцип запрещения в систематике // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 5: 686-693.
- Сутт Т.Я. 1973. К переоценке телеологических взглядов Бэра // *История и теория эволюционного учения*. Л., 1: 113-120.
- Татаринов Л.П. 1970. Некоторые проблемы филогенетических исследований по низшим тетраподам // *Материалы по эволюции наземных позвоночных*. М.: 8-29 (РЖ Биол. 1970, 11А35; РЖ Геол. 1970, 11Б246).
- Тахтаджян А.Л. 1961. *Происхождение покрытосеменных растений*. М.: 1-132.
- Тахтаджян А.Л. 1966. *Система и филогения цветковых растений*. М.; Л.: 3-611.
- Тахтаджян А.Л. 1970. *Происхождение и расселение цветковых растений*. Л.: 1-146.
- Тахтаджян А.Л. 1972. Тектология: история и проблемы // *Системные исследования. Ежегодник 1971*. М.: 200-277.
- Терехин Э.С. 1972. К проблеме регрессивных изменений в связи с изучением эволюции паразитных растений // *Закономерности прогрессивной эволюции*. Л.: 344-357 (РЖ Биол. 1973, 6А61).
- Терехин Э.С., Яковлев М.С. 1967. Эмбриология Balanophoraceae (к вопросу о гомологиях «цветка» Balanophora) // *Бот. журн.* 52, 6: 745-758.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. *Краткий очерк теории эволюции*. М.: 1-407 (РЖ Биол. 1970, 9А61).
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. 1973. *Очерк учения о популяции*. М.: 1-277 (РЖ Биол. 1974, 1А21К).
- Тюхтин В.С. 1972. *Отражение, системы, кибернетика*. М.: 1-256.
- Уоддингтон К. 1964. *Морфогенез и генетика*. М.: 1-259.
- Урманцев Ю.А. 1968. Поли- и изоморфизм в живой и неживой природе // *Вопр. философии* 12: 77-88.
- Урманцев Ю.Д. 1970. Изомерия в живой природе. 1. Теория // *Бот. журн.* 55, 2: 153-169 (РЖ Биол. 1970, 6А18).
- Урманцев Ю.А. 1971. Специфика пространственных и временных отношений в живой природе // *Пространство. Время. Движение*. М.: 215-241.
- Урманцев Ю.А. 1972. Опыт аксиоматического построения общей теории систем // *Системные исследования. Ежегодник 1971*. М.: 128-152.
- Урманцев Ю.А. 1972. Что должно быть, что может быть, чего быть не может для систем // *Развитие концепции структурных уровней в биологии*. М.: 294-304 (РЖ Биол. 1972, 7А23).
- Урманцев Ю.А. 1973. Изомерия в живой природе. IV. Исследования свойств биологических изомеров (на примере венчиков льна) // *Бот. журн.* 58, 6: 769-783 (РЖ Биол. 1974, 3А12).
- Урманцев Ю.А. 1974. *Симметрия природы и природа симметрии (философские и естественнонаучные аспекты)*. М.: 1-229.
- Филюков А. И. 1972. О некоторых предпосылках арогенеза в микроэволюционном процессе // *Закономерности прогрессивной эволюции*. Л.: 358-366 (РЖ Биол. 1973, 7А30).
- Хахина Л.Н. 1972. О значении интеграции единиц организменного уровня для эволюционного процесса // *Организм и эволюция живого*. Л.: 88-92 (РЖ Биол. 1973, 4А61).

- Хахина Л.Н. 1972. К пониманию прогрессивного развития живой природы в синтетической теории эволюции (на материале работ зарубежных авторов) // *Закономерности прогрессивной эволюции*. Л., 379-392 (РЖ Биол. 1973, 6А63).
- Шапошников Г.Х. 1966. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // *Энтомолог. обзор*. **45**, 1: 3-35.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Кибернетические вопросы биологии // *Кибернетика в монографиях* 4: 14-224.
- Шмальгаузен И.И. 1968. *Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора*. М.: 1-451.
- Шмальгаузен И.И. 1969. *Проблемы дарвинизма*. Л.: 1-493.
- Шовен Р. 1972. *Поведение животных*. М.: 1-485.
- Эрлих П., Холм Р. 1966. *Процесс эволюции*. М.: 1-330.
- Юсуфов А.Г. 1971. Методологические вопросы теории естественного отбора // *Философские проблемы эволюционной теории*. М., **2**: 184-190 (РЖ Биол. 1971, 8А75).
- Яблоков А.В. 1971. Изучение естественного отбора в природе – одна из важнейших задач эволюционного исследования // *Философские проблемы эволюционной теории*. М., **2**: 57-59 (РЖ Биол. 1971, 9А56).
- Яншин А.Л. 1963. Принцип актуализма и проблема эволюции геологических процессов // *Пути и методы познания закономерностей развития Земли*. М.
- Яценко-Хмелевский А.А. 1974. Предначертана ли эволюция? // *Природа* 8 (708): 58-65.
- Ahmadjian V. 1967. *The lichen symbiosis*. Waltham; Toronto; London: 1-152.
- Andrews H.N., Jr. 1961. *Studies in palaeobotany*. New York; London: 1-487.
- Beck C.B. 1962. Reconstruction of *Archaeopteris* and further consideration of its phylogenetic position // *Amer. J. Bot.* **49**, 4: 373-382.
- Bertalanffy L. 1960. Problems of life // *An evaluation of modern biological and scientific thought*. New York: 1-216.
- Chambers K.L. (ed.) 1970. *Biochemical coevolution*. Proc. 29th Annu. Biol. Colloq., Apr. 26-27, 1968. Oregon State Univ. Press: 1-117 (РЖ Биол. 1971, 6А73К).
- Bretsky P.W. 1973. Evolutionary patterns in the Palaeozoic Bivalvia: documentation and some theoretical considerations // *Bull. Geol. Soc. Amer.* **84**, 6: 2079-2095 (РЖ Геол. 1973, 12Б273).
- Carluccio L.M., Hueber P.M., Banks H.P. 1966. *Archaeopteris macilento*, anatomy and morphology of its frond // *Amer. J. Bot.* **53**, 7: 719-730.
- Carr D.H. 1967. Chromosome anomalies as a cause of spontaneous abortion // *Amer. J. Obstet. Gynecol.* **97**: 283-293.
- Clark G.A., Jr. 1973. Convergence and parallelism in the evolution of birds // *Biologist* **55**, 3: 112-118 (РЖ Биол. 1974, 4А24).
- Colless D.H. 1969. The relationship of evolutionary theory to phenetic taxonomy // *Evolution (USA)* **23**, 4: 721-722 (РЖ Биол. 1970, 7А40).
- Cope E.D. 1896. *Primary factors of organic evolution*. Chicago: 1-547.
- Cronquist A. 1968. *The evolution and classification of flowering plants*. Boston: 1-396.
- Cruden R.W. 1972. Pollination biology of *Nemophila menziesii* (Hydrophyllaceae) with comments on the evolution of oligolectic bees // *Evolution* **26**, 3: 373-389 (РЖ Биол. 1973, 5А49).
- Ehrlich P.R. 1970. Coevolution and the biology of communities // *Biochem. Coevolut.* Proc. 29th Annu. Biol. Colloq., 1968. Corvallis: 1-11 (РЖ Биол. 1971, 7А42).
- Erdtman G., Straka H. 1961. Cormophyte spore classification. An outline based on the apertures (tremata) // *Geol. Foren. Stockh. Forhandl.* **83** (504): 65-78.
- Gould S.J. 1971. Precise but fortuitous convergence in Pleistocene land snails from Bermuda // *J. Paleontol.* **45**, 3: 409-418 (РЖ Геол. 1972, 1Б305).
- Hayata B. 1931. Uber das «Dynamische System» der Pflanzen // *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **49**, 6, 328-348.

- Hennig W. 1950. *Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: 1-370.
- Hyatt A. 1894. The phylogeny of an acquired characteristic // *Proc. Amer. Philos. Soc.* **32** (143): 349-647.
- Jasko T. 1968. Adalekok a csigahdzak geometrialahoz // *Magy. allami foldt. intez. evi jelent.* (РЖ Геол. 1972, 6Б217).
- Kuchowicz B. 1971. Diminishing gravitation – a hitherto underrated factor in the evolution of organic life // *Experientia* **27**, 5: 616 (РЖ Биол. 1971, 11А6).
- Kugler H. 1970. *Blutenokologie*. Jena: 1-345.
- Leppik E.E. 1969. Directional trend of floral evolution // *Acta biotheoret.* **18**, 1/4: 87-102 (РЖ Биол. 1970, 6А35).
- Lerner I.M. 1959. The concept of natural selection: a centennial view // *Proc. Amer. Philos. Soc.* **103**, 2: 173-182.
- Lewis R.W. 1973. General biology needs well-defined principles // *Bioscience* **23**, 4: 230-253 (РЖ Биол. 1974, 5А8).
- Margulis L. 1970. *Origin of Eukaryotic Cells. Evidence and research implications for a theory of the origin and evolution of microbial, plant, and animal cells on the Precambrian Earth*. Yale Univ. Press: 1-349 (РЖ Биол. 1973, 1А18).
- Margulis L. 1971. Symbiosis and evolution // *Sci. Amer.* **225**, 2: 49-57 (РЖ Биол. 1971, 12А33).
- Melville R. 1969. Leaf venation patterns and the origin of the angiosperms // *Nature* **224** (5215): 121-125 (РЖ Биол. 1970, 4В3).
- Meyen S.V. 1973. Plant morphology in its nomothetical aspects // *Bot. Rev.* **39**, 3: 205-260 (РЖ Биол. 1974, 7В355).
- Meyer-Abich A. 1963. *Geistesgeschichtliche Grundlagen der Biologie*. Stuttgart: 1-322.
- Nageli C. 1884. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*. Munchen; Leipzig.
- Needham J. (1936) 1968. *Order and life*. Cambridge (Mass.); London: 1-175.
- Nowinsky M. 1972. Nowe poglady na historie taksonomii // *Kosmos (PRL)* **A22**, 1: 69-73 (РЖ Биол. 1973, 8А33).
- Parkin J. 1923. The strobilus theory of angiospermous descent // *Proc. Linn. Soc. London* **153**, 135: 51-64.
- Potonie R. 1952. Gesichtspunkte zu einer palaobotanischen Gesellschaftsgeschichte (Soziogenese) // *Beih. Geol. Jr.* **5**: 1-116.
- Prashad B. 1930-1931. Some noteworthy examples of parallel evolution in the molluscan faunas of South-Eastern Asia and South America // *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* **51**, 1: 42-53.
- Rensch B. 1960. *Evolution above the species level*. Columbia Univ. Press: 1-419.
- Rensch B. 1971. *Biophylosophy*. Columbia Univ. Press: 1-377 (РЖ Биол. 1972, 1А8).
- Robinson P.L. 1971. A problem of faunal replacement on Permo-Triassic continents // *Palaeontology* **14**, 1: 131-153 (РЖ Биол. 1971, 10Б221).
- Rosen R. 1972. *Relationale Biologie*. Leipzig: 1-76 (РЖ Биол. 1973, 9А36).
- Runnegar B., Newell N.D. 1971. Caspian-like relict molluscan fauna in the South American Permian // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **146**, 1: 1-66 (РЖ Геол. 1972, 9Б155).
- Schwanitz F. 1972. Die mogliche Bedeutung der extrachromo-somalen Vererbung fur die Evolution // *Evolution of Plants*. Budapest: 111-133 (РЖ Биол. 1972, 11А33).
- Schwemmler W. 1971. Endosymbiose: Struktur, Funktion, Evolution // *Naturwissenschaften* **58**, 1: 60-61 (РЖ Биол. 1971, 6А24).
- Simpson G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia Univ. Press: 1-247.
- Simpson G.G. 1971. Status and problems of vertebrate phylogeny // *Acta salmont. Ser. scienc.* **36**: 353-368 (РЖ Биол. 1972, 10А43).
- Smirnov E. 1925. The theory of type and the natural system // *Z. indukt. Abst. Vererbungslehre* **37**: 28-66.

- Stebbins G.L., Jr. 1950. *Variation and evolution in plants*. New York; London: 1-643 (Columbia Biol. Ser. № 16).
- Steenis C.G.G.J. van. 1969. Plant speciation in Malesia, with special reference to the theory of non-adaptive saltatory evolution // *Biol. J. Linn. Soc.* **1**, 1/2: 97-133.
- Sturtevant A.H. 1924. An interpretation of orthogenesis // *Science* **59** (1539): 579-580.
- Takhtajan A. 1972. Patterns of ontogenetic alterations in the evolution of higher plants // *Phytomorphology* **22**, 2: 164-171 (РЖ Биол, 1974, 6A14).
- Thompson D'Arcy W. 1942. *On growth and form*. Cambridge Univ. Press.: 1-1116.
- Vlerk I.M. van der. 1973. An improved method of biometrical research // *Proc. Kon. ned. akad. wetensch.* **B76**, 4: 245-259 (РЖ Геол. 1974, 3Б148).
- Went F.W. 1971. Parallel evolution // *Taxon* **20**, 2/3: 197-226 (РЖ Биол. 1971, 10A25).
- Whyte L.L. 1965. *Internal factors of evolution*. New York: 1-128.
- Williams M. 1970. Deducing the consequences of evolution a mathematical model // *J. Theor. Biol.* **29**, 3: 343-385 (РЖ Биол. 1971, 6A49).

