

ISSN 1026-5627

Русский
орнитологический
журнал



2022
XXXI

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
2256
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м X X X I

Экспресс-выпуск • Express-issue

2022 № 2256

СОДЕРЖАНИЕ

5323-5372 Онтогенез и филогенез:
 модели взаимоотношений.
 А.А.ПОЗДНЯКОВ

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

The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXXI
Express-issue

2022 № 2256

CONTENTS

5323-5372 Ontogeny and phylogeny:
 models of relationships.
 A.A. POZDNYAKOV

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

Онтогенез и филогенез: модели взаимоотношений

А.А.Поздняков

Александр Александрович Поздняков. Институт систематики и экологии животных СО РАН,
ул. Фрунзе, д. 11, Новосибирск, 630091, Россия. E-mail: pozdnyakov61@gmail.com

Поступила в редакцию 19 ноября 2022

Термин *онтогенез* в научный оборот ввёл Эрнст Геккель, который рассматривал его в противопоставлении с *филогенезом*. Сам термин *онтогенез* образован из греческих слов: *ὄντος* (ὄν) «сущность, субстанция» и *γένεσις* «1) рождение, возникновение; 2) происхождение, генезис; 3) созидание, сотворение». Поскольку последовательность состояний живого существа от зиготы до смерти (жизненный цикл) включает несколько достаточно чётко отграниченных стадий, то существует несколько точек зрения на соотношение онтогенеза и жизненного цикла. Так, термином *онтогенез* обозначается: 1) эмбриональная или антенатальная стадия; 2) стадия от зиготы до наступления половозрелости (А.Н.Северцов); 3) весь жизненный цикл (Sedgwick 1909; Крыжановский 1939). В частности, Э.Геккель в онтогенез (*Ontogenesis*), или онтогению (*Ontogenie*) включал две стадии, которые, по его представлению, должны изучать разные дисциплины: эмбриология (*Embryologie*), исследующая развитие организмов в пределах плодных оболочек, и шадонология (*Schadonologie*), исследующая развитие организмов за пределами плодных оболочек (Haeckel 1866a, S. 54).

Если рассматривать онтогенез в соотношении с филогенезом, то надо принимать во внимание только стадии до завершения детородного периода, поскольку эта часть жизненного цикла будет информативной в процессе «реализации видовой миссии» (Аршавский 1982, с. 7). Таким образом, в данном контексте онтогенез трактуется как часть жизненного цикла, заканчивающаяся завершением детородного периода.

В контексте нашей темы *филогенез* я никак определять не буду, поскольку трактовка филогенеза разными исследователями зависит от понимания ими его соотношения с онтогенезом. Следует только сделать пояснение, что в рамках данной темы филогенез я буду понимать как аспект макроэволюции, который соотносится с определённым аспектом онтогенеза.

Тогда в причинном контексте отношения между онтогенезом и филогенезом могут быть представлены в четырёх версиях: 1) онтогенез есть причина филогенеза; 2) филогенез есть причина онтогенеза, или онтогенез есть краткое повторение филогенеза; 3) онтогенез и филогенез

находятся в отношении параллелизма, то есть сходство (параллелизм) между онтогенезом и филогенезом обусловлено общим законом развития; 4) отсутствие параллелизма между онтогенезом и филогенезом.

Исторически первой была сформулирована концепция параллелизма, но в настоящее время она почти никем не поддерживается. Затем была высказана версия, что тератологические изменения в течение онтогенеза определяют дефинитивную стадию (Жоффруа Сент-Илер 1970). Позже, после включения эволюционизма в научный контекст, идея Этьенна Жоффруа Сент-Илера была проинтерпретирована в том смысле, что изменения в онтогенезе определяют изменения в филогенезе. Однако эта точка зрения активно стала развиваться после распространения мутационизма и «переоткрытия»* законов Г.Менделя, причём в контексте критики биогенетического закона Э.Геккеля.

Параллелизм онтогенеза и филогенеза

Истоки концепции параллелизма уходят в XVII век, в частности к идеям Г.В.Лейбница, закон непрерывности которого является основанием преформизма и параллелизма.

Развивая эти идеи, Ш.Бонне упорядочил взрослые формы живых существ в линейный ряд – «лестницу существ». По его представлению, лестница существ целиком, от первого до последнего элемента смещается в сторону совершенства, но при этом не меняются соотношения, существующие между разными элементами. Таким образом, Ш.Бонне придерживался строго преформистского взгляда на изменения мира, которые включали и предустановленную Богом связь между изменением зародышей и переворотами на Земле, что вполне гармонизировало с его протестантским вероисповеданием.

Сущность концепции параллелизма заключается в предположении, что современные высшие животные проходят в своём индивидуальном развитии стадии, сходные с взрослыми стадиями современных низших животных. Полагается, что сходство этих рядов обусловлено общностью законов природы, в первую очередь, принципом непрерывности (Ёжиков 1939).

Пожалуй, К.Ф.Кильмейер первым представил развитие зародышей в сопоставлении с рядом взрослых форм. Так, он считал, что зародыш человека сначала подобен растению, затем у него проявляются различные чувства, свойственные животным, причём они появляются в по-

* В русском языке глагол *открыть* имеет основное значение «делать явным, доступным, известным, видимым то, что ранее было закрытым, неявным, неизвестным, тайным», то есть *открытие*, как субстантивированное производное от этого глагола, в прямом значении можно употреблять по отношению к материальным объектам или к фактам, известным одним, но неизвестным другим лицам. Естественный закон – это рациональная (словесно-символьная) конструкция, описывающая отношения между естественными явлениями. Можно открыть (зафиксировать) естественное (природное) явление, но словесно-символьные конструкции не открываются, а формулируются, изобретаются, то есть являются результатом творческой деятельности человека.

рядке, соответствующем ряду организмов (Kielmeier 1793). Как было принято в его время, К.Ф.Кильмейер считал, что сходство ряда организмов и стадий развития зародыша обусловлено действием одной и той же *силы* (Канаев 1974).

Этой точки зрения придерживалось значительное количество учёных, например, И.Г.Аутенрит, Ф.Тидеман, Л.Окен, Д.Г.Кизер, Э.Серра, Д.М.Велланский (Мирзоян 2013), но преимущественно немецкого происхождения.

Детальное сопоставление строения различных позвоночных животных привело И.Ф.Меккеля к выводу о том, что развитие индивида осуществляется в соответствии с теми же законами, по которым строится ряд животных от низших к высшим. Закон параллелизма должен быть применим ко всем органам без исключения, соответственно, к изменению формы в целом, а также следует говорить не только о параллелизме стадий развития индивида и развития царства животных, но и о параллелизме развития отдельных индивидов. Параллелизм развития обеспечивается одной и той же *силой*, формирующей тело животных (Meckel 1821).

Закон параллелизма критиковал К.М.Бэр, который оспариваемое им положение сформулировал в следующем виде: «высшие животные на отдельных ступенях развития особи с самого начала и до конца отвечают постоянным формам животного ряда, и развитие отдельных животных следует тем же законам, как и весь ряд животных форм. Таким образом, выше организованное животное проходит в своём индивидуальном развитии важнейшие ниже него стоящие постоянные этапы, так что периодически возникающие различия в индивидуальном развитии можно свести к различиям, существующим между постоянными формами животного царства» (Бэр 1950, с. 286-287).

На основании своих наблюдений над развитием различных животных К.М.Бэр привёл многочисленные факты, свидетельствующие против закона параллелизма. В частности, многочисленные особенности онтогенетических стадий не находят соответствия среди взрослых форм. Также с взрослыми формами возможно сопоставить не организацию эмбриона в целом, а лишь строение его отдельных органов, причём у эмбрионов на ранних стадиях часто наблюдается такое строение органов, которое соответствует строению продвинутых форм, то есть если сопоставить развитие эмбриона с рядом взрослых форм, то это развитие следует интерпретировать не как проходящее от низших к высшим формам, а наоборот – от высших к низшим.

Для объяснения онтогенеза К.М.Бэр предложил следующие понятия: *степень образования животного тела*, которая чем выше, тем больше гистологическое и морфологическое обособление частей тела, и *морфо-*

логический тип, который понимался им в духе Ж.Кювье — как «способ расположения частей» (Бэр 1950, с. 299).

Пользуясь этими понятиями, К.М.Бэр сформулировал ряд утверждений. Так, он высказал предположение, что «тип каждого животного с самого начала фиксирован в зародыше и управляет всем развитием» (Бэр 1950, с. 315)*. На этом основании вполне логичным является следующее утверждение: *«эмбрион позвоночных есть с самого начала позвоночное животное, и никогда не бывает в соответствии с каким-либо беспозвоночным животным. Однако взрослое животное, которое имело бы тип позвоночного и столь малое гистологическое и морфологическое обособление, как эмбрион позвоночных, нам не известно. Таким образом эмбрионы позвоночных в своём развитии не проходят через стадии никаких (известных нам) взрослых животных форм»* (Бэр 1950, с. 315-316).

Так как один и тот же тип охватывает разные ступени развития, модификации типа в разных направлениях в соответствии со ступенями развития создают «подчинённые типы», которые можно сопоставить с таксономическими категориями: класс, семейство, род и т.д. (Бэр 1950, с. 313-314). В отношении онтогенеза можно утверждать, что «из более общего типа образуется более специальный» (Бэр 1950, с. 316). Точно так же, чем сильнее различаются взрослые формы, тем на более ранних стадиях развития обнаруживается их сходство.

На основании сказанного К.М.Бэр сформулировал следующие законы эмбрионального развития: 1) в онтогенезе из гомогенного, общего происходит гетерогенное, частное, то есть общее образуется раньше, чем специальное; 2) если рассматривать отношения между формами, то проявляется то же самое: из общего образуется специальное; 3) «каждый эмбрион определённой животной формы вместо того, чтобы проходить через другие определённые формы, напротив отходит от них» и 4) «следовательно, в основном эмбрион высшей формы никогда не походит на другую животную форму, но только на её эмбрионы» (Бэр 1950, с. 321).

Таким образом, сходство эмбрионов есть следствие сходства организации животных, что кратко формулируется как *закон зародышевого сходства*. Как заметил К.М.Бэр, распространённые суждения пронизаны идеей лестницы существ и обусловлены существующей терминологией, с помощью которой сравнительный подход делит формы на высшие и низшие, укладывая их в один ряд. Для правильного понимания онтогенеза от этой идеи следует отказаться и развитие следует трактовать с точки зрения модификации типа. С этой точки зрения «план развития есть не что иное, как становящийся тип, и тип есть результат плана развития. Именно поэтому тип можно познать в полноте только

* Тип интерпретировался К.М.Бэром как сущность (идея) животного (Wesenheit des Thiers).

из его способа развития» (Бэр 1950, с. 362). Общим выводом исследований К.М.Бэра является утверждение, что развитие особи есть рост её индивидуальности.

По мнению С.Г.Крыжановского (1939), закон К.М.Бэра отражает связь между эмбриологическими и таксономическими данными того времени. Так, признаки различных категорий можно охарактеризовать объёмом и содержанием. С этой точки зрения видовые признаки по сравнению с признаками других категорий имеют самый небольшой объём и наиболее богатое реальное содержание. Чем выше ранг признака, тем шире его объём и беднее содержание. В ходе развития видовые признаки формируются на последних стадиях онтогенеза, соответственно, чем больше категория, тем раньше формируются её признаки. Таким образом, как полагал С.Г.Крыжановский, закон К.М.Бэра отражает характер построения системы, которая основывается на признаках взрослых животных.

Если же, по мнению С.Г.Крыжановского, отказаться от идеи, что система должна строиться на признаках взрослых животных, и строить систему на основании данных всех стадий онтогенеза, то можно легко увидеть, что, например, строение яйца млекопитающих очень разнообразно, и закон К.М.Бэра оказывается неприемлемым.

С этой критической трактовкой представлений К.М.Бэра можно согласиться лишь отчасти. В данном случае связь между эмбриологическими и таксономическими данными С.Г.Крыжановский рассматривал формально, считая, что система, построенная на признаках личинок или яйца, равноправна системе, построенной на признаках взрослых форм. Но это не так. Конечно, можно найти видовые признаки на яйцах. Но если построить систему на признаках яйца и систему на признаках взрослого организма, то вряд ли они совпадут. И тогда возникает вопрос: какую систему следует предпочесть? Очевидно, что размножение организмов происходит на дефинитивной стадии, то есть именно дефинитивная стадия играет особую роль в жизни организмов. Таким образом, эта стадия является привилегированной, по отношению к которой все остальные стадии следует рассматривать как основу, на которой она строится. В этом случае система, построенная на признаках взрослого организма, будет предпочтительной. Итак, закон К.М.Бэра, даже с исключениями (а есть ли биологические законы, правила без исключений?) сохраняет своё значение.

Если сторонники закона параллелизма считали, что параллелизм стадий развития и ряда взрослых форм обеспечивается *силой*, одинаковой для всего животного царства, то закон зародышевого сходства Бэра обуславливается *типом* — сущностью, проявляющейся на части животных, то есть во втором случае признавалось действие нескольких разных сущностей (сколько типов — столько и сущностей).

В начале XX века О.Гертвиг, решая проблему соотношения онтогенеза и филогенеза, исходил из того, что развитие (онтогенез) представляет собой ряд метаморфоз, начинающийся с клетки. С этой точки зрения филогенез можно уподобить цепи индивидуальных онтогенезов, каждый из которых начинается яйцом и завершается сформировавшимся индивидом, способным размножаться. Поскольку в конце данного онтогенеза начинается новый цикл развития, и разные онтогенезы различаются, то мы не можем сравнивать онтогенез с филогенезом, а только разные онтогенезы между собой. В этом случае можно говорить о том, что последний онтогенез генеалогической цепочки очень сходен с предыдущим онтогенезом (Hertwig 1906, S. 162).

Вторым основанием идеи О.Гертвига является представление о том, что, говоря современным языком, яйцо содержит всю информацию об организме и, соответственно, о стадиях его онтогенеза. Поэтому яйца организмов с разными онтогенезами различаются по своей сложности: чем сложнее онтогенез, тем сложнее яйцо, из которого развивается организм с таким онтогенезом. В данном случае он использовал концепцию идиоплазмы К.Негели с небольшой модификацией (Гертвиг 1910). Так, он обозначил клетку, несущую в себе свойства индивида конкретного вида, как видовую клетку (*Artzelle*), причём он считал, что развитие видовых клеток в направлении усложнения идиоплазмы представляет собой процесс, независимый от онтогенеза, однако «Существует полный параллелизм между этими двумя рядами развития, поскольку и тот, и другой ряд находятся во взаимных каузальных отношениях друг с другом. С одной стороны, каждое изменение в идиоплазме яйцеклетки или в зачатке обязательно имеет своим следствием изменение процесса онтогенеза. И наоборот, изменения в онтогенезе, которые обусловлены не яйцом, но внешними факторами в процессе онтогенеза, только ставшие постоянным приобретением вида и только потом, когда идиоплазма яйцеклетки для следующего поколения изменится соответствующим образом, они будут действительно постоянно воспроизводиться впоследствии» (Hertwig 1906, S. 162-163). На этом основании О.Гертвиг придерживался полифилетических представлений развития живого мира и считал, что вначале появилось очень большое количество первичных видовых клеток, причём он не исключал возможность, что такие клетки могли возникать в разные геологические периоды (Hertwig 1906, S. 165).

Указывалось, что закон рекапитуляции отражает относительный параллелизм между последовательностью состояний органов эмбрионов высших животных и последовательностью усложнения этих же органов в дефинитивном состоянии. Однако эти последовательности не представляют живых существ, поэтому закон рекапитуляции в лучшем случае может применяться в метафорическом смысле. Отсюда следует, что он отражает не рекапитуляцию предковых форм, а повторение форм,

подчиняющихся общим законам органического развития при переходе от простого к сложному (Vialleton 1908).

Как полагал Ю.А.Белоголовый, параллелизм между онтогенезом и филогенезом обусловлен соотношением между энергией жизнедеятельности, которой обладает организм, и реальными затратами для поддержания жизнедеятельности. В ходе эволюции реальные затраты растут и для выживания организмов необходима их специализация. Тот же самый процесс осуществляется и в филогенезе. Таким образом, «филогенетическое развитие признаков является тождественным с онтогенетическим. Как и в последнем изменение качественного характера признаков в филогенезе не может не сопровождаться образованием новых признаков, качественное преобразование признаков в этих случаях не является, как это можно было бы ожидать, простым перемещением признаков новыми признаками, а является добавлением имеющихся налицо признаков новыми признаками, приспособленными к другому роду деятельности. Как и в онтогенезе, это добавление сопровождается очень часто явлениями дедифференциации первичных признаков, что и скрывает от наших глаз характер количественного увеличения признаков» (Белоголовый 1911, с. 190). Эта деятельность по образованию новых признаков уменьшается по мере увеличения затрат энергии на жизнедеятельность.

Параллелизм между онтогенезом и филогенезом Е.А.Шульц обосновывал на другом основании. В основе его представлений лежит «взгляд на организм как на мотив и действие» (Шульц 1913, с. 129). С психической точки зрения деятельность организмов, проявляемая в инстинктивных действиях, и формообразование представляют собой один и тот же процесс.

В процессе развития представление можно интерпретировать как *чувство формы* (морфэстезия) – плана, в соответствии с которым в онтогенезе развиваются органы. Морфэстезия отражает несоответствие между представлением и осуществлённой на данный момент формой и производит регуляцию онтогенеза (Шульц 1916). Различные примеры эквивалентности онтогенеза привели Е.А.Шульца к необходимости введения нового понятия: «везде здесь мы наталкиваемся на понятие индивидуальности, т.е. на целое, которое больше, чем сумма частей, на план или, как я бы это назвал, пользуясь определением Аристотеля, – на *παράδειγμα* (парадигма), которую нельзя всегда искать в отдельных зачатках, так как она выходит за их пределы и может быть переведена на другие зачатки» (Шульц 1916, с. 152-153).

Также Е.А.Шульц считал, что представление (чувство формы, парадигма) не передаётся по наследству, а возникает эпигенетически. С этой точки зрения «представлениями или парадигмой объясняется принципиальная сторона совпадения онтогенеза с филогенезом, регенерации с

онтогенезом, повторения филогенеза инстинктом и многое другое. Характерное представление обнаруживается именно в том, что процессы протекают принципиально сходно, но не тождественно, – что они как бы следуют общей схеме, которая изменяется здесь и там, приспособительно к данному случаю» (Шульц 1916, с. 169).

Точке зрения О.Гертвига следовал Л.С.Берг, который считал, что *«законы развития органического мира одинаковы, имеем ли мы дело с развитием индивидуальным (онтогенезом), или с палеонтологическим развитием какого-либо ряда (филогенезом)». И тут, и там нет места случайностям»* (Берг 1922, с. 89). Собственно, закономерность – это последовательность (связь) явлений. И в онтогенезе, и в филогенезе признаки формируются не беспорядочно, а в определённой последовательности. Зная эту последовательность, по данной стадии можно предсказать последующую стадию. С этой точки зрения, по мнению Л.С.Берга, можно говорить не только о «повторении» онтогенезом филогенеза, но и о «предварении» онтогенезом филогенеза.

Отвечая на критику номогенеза, Л.С.Берг указывал, что нет ничего мистического в филогенетическом предварении или филогенетическом ускорении, чего нельзя сказать о биогенетическом законе. Так, «во всяком случае обратное явление – повторение филогенеза онтогенезом, которое тоже наблюдается в природе, несколько не понятнее человеческому уму: почему, раз амфибии произошли от рыб, головастики должны в своём индивидуальном развитии проходить стадии филогенетического превращения рыб в амфибий? Ведь когда изготавливают, скажем, автомобиль, нет надобности первоначально построить телегу примитивного типа, переделать её затем на усовершенствованную коляску, эту перестроить на первобытный локомотив и т.д.

Если бы филогенез повторялся онтогенезом, то, очевидно, никакой эволюции не могло бы быть: повторялось бы всё время одно и то же. Но для того, чтобы могла осуществиться прогрессивная эволюция, где-то на протяжении онтогенеза должен появиться *новый признак, способный к дальнейшему прогрессу*. То есть тут уже онтогенез не повторяет филогенеза, а создаёт нечто новое, намечающее путь для нового направления эволюции, другими словами, онтогенез здесь как бы предвещает филогенез» (Берг 1977, с. 323). Представление о профетических фазах, о которых писал Л.С.Берг, сформировалось на основе изучения онтогенеза аммонитов. Поздние исследования привели к иной интерпретации: в филогенетическом ряду аммонитов *Keplerites* – *Kosmoceras* происходит замедление развития в онтогенезе, поэтому признаки молодых особей ранних форм этого ряда у поздних форм оказываются на последних стадиях онтогенеза (Иванов 1945).

Однако различие представлений может быть обусловлено использованием того или иного терминологического аппарата (тезауруса, языка),

с помощью которого делается описание явлений. Например, филогенетическое опережение (и филогенетическое отставание) интерпретируется как результат эволюционных подвижек, осуществляемых в развитии, проявлениями которых выступают ретардация, прогенез, неотения, акселерация, гиперморфоз и т.д. (Воробьёва, Назаров 1988).

Об одинаковости законов онтогенеза и филогенеза писал Д.Н.Соболев. Согласно его точке зрения, филогенез состоит из цепи онтогенезов и представляет собой более сложное явление по сравнению с онтогенезом. Тогда получается, что биогенетический закон более простое явление сводит к более сложному, что явно не способствует объяснению онтогенеза (Соболев 1924).

По мнению Р.Штайнера, биогенетический закон не может объяснить формирование полового диморфизма. В таком случае онтогенез следует интерпретировать в смысле Аристотеля-Бэра – как процесс, протекающий от возможности к действительности и от общего к частному. Тогда биогенетический закон неверен, так как филогенетическое «доказательство (Beweise)» – это исторически гипостазированная реинтерпретация общих форм и понятий; организмы строятся в соответствии с планом, а не историей (Steiner 1938).

В первой половине XX века была высказана точка зрения, что вариации происходят на всех стадиях онтогенеза, причём вариации на ранних стадиях своим следствием имеют глубокое преобразование организации. В отличие от них, вариации на поздних стадиях в меньшей степени преобразуют организацию, и потому они являются более жизнеспособными. С этой точки зрения ранние стадии, как малоизменчивые, сохраняются неизменёнными в последовательности онтогенезов, а эволюция идёт путём накопления вариаций на поздних стадиях онтогенеза. В качестве объяснения предлагалась гипотеза, что формирование тех или иных структур в онтогенезе обуславливается генетическими факторами развития. Соответственно, структуры более поздних стадий развития, как более сложные, обуславливаются большим количеством факторов, поэтому их изменчивость оказывается более высокой. Таким образом, закон зародышевого сходства объясняется двумя факторами: селективным сохранением и автоматическим сохранением ранних стадий развития (Крушинский 1939).

Правда, данные об изменчивости разных стадий онтогенеза противоречивы, так как одни авторы приводят данные в пользу уменьшения изменчивости с возрастом, другие – наоборот, в пользу увеличения изменчивости с возрастом, о чём упоминал и сам Л.В.Крушинский. Явление значительных уклонений на ранних стадиях развития, нивелирующихся впоследствии, он объяснил тем, что это явление известно лишь для некоторых структур, рано возникших в филогенезе, для которых в процессе эволюции произошла смена одних факторов развития на дру-

гие, например, функциональных на гормональные. Соответственно, это явление говорит о том, что у данного вида сохранились различные генотипы, обуславливающие сходный фенотип при различии путей развития (Крушинский 1939).

Таким образом, полагается, что существуют факторы, обуславливающие стабильность как ранних, так и поздних стадий онтогенеза, соответственно, зародышевое сходство объясняется соотношением этих двух противоположных процессов (Крушинский 1939).

В последнее время во многих работах обсуждается *филотипическая стадия*, то есть стадия в эмбриональном развитии, в которой определяется план строения тела. На этой стадии все члены типа показывают максимальную степень сходства. Однако она не является самой ранней стадией, которая, как раз, очень разнообразна. Таким образом, онтогенез в отношении изменчивости стадий описывается моделью «песочных часов» (Raff 1996).

На основании анализа изменчивости разных стадий онтогенеза было высказано сомнение в самом факте существования филотипической стадии (Richardson *et al.* 1997; Bininda-Emonds *et al.* 2003). Была предложена модель «снопа» (sheaf model), в которой допускалось, что отдельные онтогенезы могут не проходить филотипическую стадию, что увеличивает изменчивость (Markoš *et al.* 2009).

Консервативность филотипической стадии объясняется большим количеством взаимодействий (Galis, Metz 2001). Утверждается, что объяснить существование филотипической стадии в контексте редукционного генетического подхода невозможно, и для этого необходим холистический подход (Švorcová 2012).

Однако сначала следовало бы сформулировать проблему происхождения филотипической стадии. И тут без признания конвергенции не обойтись, и, следовательно, необходимо признать существование какого-то фактора, обуславливающего конвергенцию.

В целом, версия параллелизма онтогенеза и филогенеза основывается на признании какого-то закона (силы, идеи, сущности), одинакового для процессов, происходящих на разных структурных уровнях. И здесь выдвинут очень широкий спектр мнений в отношении такого закона, так что невозможно предложить какую-то единую концепцию.

Онтогенез как краткое повторение филогенеза

На основании данных по истории развития ракообразных Ф.Мюллер, большую часть своей жизни проживший в Бразилии, дал следующую формулировку биогенетического закона: в случае прогрессивного (не дивергентного) развития «историческое развитие вида будет отражаться в истории его индивидуального развития» (Мюллер 1932, с. 81).

Однако точного соотношения между филогенезом и онтогенезом не

существует, поскольку «Историческое свидетельство, сохранившееся в истории развития, понемногу стирается благодаря тому, что развитие принимает всё более прямой путь от яйца к окончательной форме животного; это свидетельство часто искажается борьбой за существование, которую должны вести свободно живущие личинки» (Мюллер 1932, с. 82). Таким образом, искажение соотношения между филогенезом и онтогенезом обусловлено, во-первых, сокращением (спрямлением) развития и, во-вторых, приспособлением личинок к их образу жизни.

Все эти соображения привели Ф.Мюллера к следующему выводу: «Первоначальная история вида сохранилась в истории его развития тем полнее, чем многочисленнее ряд молодых стадий, которые он проходит равномерным шагом; она сохранилась тем вернее, чем менее удаляется образ жизни молодых от образа жизни взрослых и чем менее особенности отдельных молодых стадий могут быть объяснены передвижением от позднейших на всё более ранние жизненные периоды или самостоятельными приобретениями» (Мюллер 1932, с. 85).

Идеи Ф.Мюллера интерпретируют разнообразно (Крыжановский 1939; Северцов 1939; Мирзоян 1974, 2013), что типично для работ, стоящих в основании какой-либо концепции.

Несмотря на пиетет к Ч.Дарвину и прозвище «немецкого Дарвина», Э.Геккель, введший в широкий научный оборот первые реконструкции филогенетических деревьев, исходил из идей Ж.Б.Ламарка и Ж.Кювье, но не Ч.Дарвина (Dayrat 2003, p. 525). Также он внёс и свои собственные представления в структуру биологического разнообразия и причин его изменения.

Так, Э.Геккель представлял биоразнообразие как организованное из генеалогических индивидов трёх порядков (ступеней, иерархических уровней), причём в причинном отношении индивиды нижних уровней подчиняются индивидам высших уровней.

Первый (нижний) уровень представлен *индивидами* (особями), развивающимися из яйца (зиготы), и жизненный цикл которых представляет собой онтогенез, или цикл генерации (*Zeugungskreis*). Как полагал Э.Геккель, индивиды первого уровня имеют сложное иерархическое строение, выражаемое такими морфологическими структурами, как пластиды, органы, антимеры, метамеры, персоны, кормусы. В разные периоды своего существования (жизненного цикла) индивиды представлены разными морфологическими структурами.

Второй (средний) уровень представлен *видами*, образованными множеством очень похожих циклов поколений.

Третий (высший) уровень представлен *стволами* (*Stamm, Phylon*), образованными множеством кровнородственных (*blutsverwandten*) видов (Haeckel 1866b, S. 305). В другом аспекте ствол представляет собой сумму всех организмов, происходящих от одной и той же самопроизвольно

возникшей формы (Haeckel 1866b, S. 303). Эти исходные формы, по мнению Э.Геккеля, представляли собой бесструктурные гомогенные комочки белка – «протамёбы». По аналогии с особями, ствол в разные периоды своего существования представлен разным количеством видов, различающихся по степени их генеалогической связи, что может быть выражено по их расположению в системе.

Важно, что из групп разных систематических категорий (род, семейство, отряд, класс, тип), применяемых в то время, Э.Геккель признавал в качестве реально существующих только группы категории типа (ствола) (Haeckel 1866b, S. 393). Их реальность основывалась, по его мнению, на том, что стволы возникли независимо от друг друга путём непосредственного перехода неорганической материи в органическую (Haeckel 1866b, S. 419).

В индивидуальном развитии Э.Геккель различал три стадии.

Первая стадия – анаплазис (Aufbildung, Evolution) – развитие в узком смысле – это стадия юности, характеризующаяся прогрессивным рядом изменений формы. Очень многие индивиды в своём развитии проходят только эту стадию, например, низшие организмы, которые делаются по достижении определённого размера, а также большинство растений, обладающих неограниченным ростом и, таким образом, не достигающих зрелости (Haeckel 1866b, S. 77).

Вторая стадия – метаплазис (Umbildung, Transvolution) – преобразование – это стадия зрелости, или совершенного состояния индивида. Она не отделяется резко от других стадий. Критериями этой стадии являются завершение роста и наступление половой зрелости, хотя они неприменимы ко всем организмам. Также эта стадия отсутствует у тех индивидов, которые прекращают своё существование по завершении роста (Haeckel 1866b, S. 78).

Третья стадия – катаплазис (Rückbildung, Involution) – регрессия – это стадия старости. Она характеризуется снижением общей жизнедеятельности индивида, а также некоторыми частными явлениями, например, прекращением репродуктивной функции и дегенеративными изменениями тканей (Haeckel 1866b, S. 80).

В развитии видов и стволов Э.Геккель также различал три стадии, хотя признавал, что границы между ними чётко не выражены. Чтобы избежать путаницы со стадиями индивидуального развития, для филогенетических стадий он предложил другие термины: начало цветения (Aufblühzeit, Eрасme), расцвет (Blüthezeit, Acme) и увядание (Verblühzeit, Paracme).

Первая стадия соответствует подростковому возрасту (Juventus, Adolescentia) или периоду формирования (Anaplasia, Evolutio) и характеризуется количественно: ростом, распространением, расширением. Так, рост вида выражается в увеличении количества составляющих его осо-

бей и их распространением на определённой территории, характеризующейся сходными условиями существования, что делают возможным относительное постоянство вида. Своё специфическое положение, определённое место в естественном состоянии вид приобретает в борьбе за существование. Переходные формы, которые в процессе развития новых видов объединяют их со старыми или родительскими видами, обычно быстро сокращают свою численность, полностью исчезая в начале стадии цветения (Haesckel 1866b, S. 362).

Рост ствола начинается с бесструктурной монеры, от которой происходят сначала монопластидные, а затем полипластидные виды. Количественно рост характеризуется увеличением числа особей, а также увеличением размеров области их распространения. Второй количественной характеристикой является увеличение числа подчинённых категорий (классов, отрядов и т.д.), которое происходит вследствие дивергенции признаков видов.

Эта стадия представляет собой только количественное увеличение и расширение, и она длится до тех пор, пока продолжает увеличиваться количество подчинённых групп, а также количество особей (Haesckel 1866b, S. 367).

Вторая стадия соответствует возрасту зрелости (Maturitas, Adultas) или времени трансформации (Metaplasis, Transvolutio) и характеризуется качественным совершенствованием (Vervollkommnung) – разносторонней адаптацией к самым разнообразным условиям существования.

На этой стадии количество особей, составляющих вид, а также область его распространения в целом остаётся неизменным. «Зрелый» вид, закрепившийся в пределах ареала, представляет собой относительную непрерывность. Вид поддерживает и защищает определённое место, особую позицию, которую он завоевал в борьбе за существование, в борьбе с конкурирующими видами. У большинства видов на этой стадии происходит дифференцировка, результатом которой является многочисленные вариации, что повышает адаптацию вида к различным условиям существования, благодаря чему «зрелые» виды приобретают устойчивое доминирование. Часть вариаций не выходит за пределы видовых границ, так как остаётся связанной со стволовой формой (Stammform) через множество промежуточных соединений. Другая часть вариаций выходит за видовые пределы и превращается в независимые новые виды после угасания переходных форм. Таким образом, на этой стадии вид может дать множество новых видов, причём производство новых видов может быть даже описано как признак энергичного роста. Но это производство не должно заходить так далеко, чтобы исконная форма самого вида уменьшалась в количестве и погибала. Если же такая деградация происходит, то это означает переход вида в третью стадию (Haesckel 1866b, S. 362-363).

В стволах подчинённые группы не увеличиваются в количестве, но характеризуются качественным совершенством. Завоёванную в борьбе за существование область распространения группа успешно защищает в борьбе с конкурирующими группами. Эта борьба заставляет группу максимально адаптироваться к различным условиям существования в области обитания. Соответственно, происходит дифференциация, и группа распадается на богатый и разветвлённый кластер подчинённых групп, то есть род образует множество подродов, семейство – множество подсемейств и т.п. (Haeckel 1866b, S. 368).

Третья стадия соответствует старости (*Deflorescentia*, *Senilitas*) или времени регрессии (*Cataplasis*, *Involutio*) и характеризуется уменьшением количества особей, вплоть до их полного исчезновения.

У видов снижение численности особей, а также сокращение ареала может произойти вследствие изменения климата или победы конкурентов, но в большинстве случаев вид, вероятно, будет разрушен его собственным потомством, то есть в борьбе за существование с усовершенствованными новыми вариациями, которые сначала были произведены им как разновидности и которые теперь размножились за счёт его более слабой родительской формы. Таким образом, вымирание вида представляет собой постепенный процесс его истребления более успешным потомством, а не внезапной гибелью от единичной катастрофы (Haeckel 1866b, S. 364).

Существование различных видов чрезвычайно разнообразно, и возраст, которого достигает каждый вид, обеспечивается взаимодействием наследственности и адаптации, а также влиянием условий существования. Чем более упорно вид сохраняет свою зрелость (*Aspe*) и наследует приобретённые черты, чем меньше изменяются условия его существования, тем более при прочих равных условиях его продолжительность существования (*Lebensdauer*). И наоборот, чем легче вид адаптируется к новым и совершенно другим условиям существования, чем меньше он удерживает унаследованные признаки, тем быстрее он распадётся на богатый пучок вариаций и тем короче будет его существование. Таким образом, с одной стороны, степень изменчивости вида, и, с другой стороны, изменение условий существования, к которым он должен адаптироваться, будут определять его возраст; и только бесконечное разнообразие этих причин вызывает значительную разницу в фактической продолжительности существования каждого вида. Так, очень стойкие виды могут существовать в течение нескольких геологических периодов, менее стойкие могут просуществовать только десятую часть геологического периода, а очень изменчивые виды – менее чем тысячную часть этого периода. Но ни в коем случае какой-либо определённый возраст не предопределён для каждого вида (Haeckel 1866b, S. 364).

У стволов, как и у видов, на этой стадии происходит уменьшение

количества подчинённых групп, причём, скорее всего, прогрессивно усовершенствованные новые группы вытесняют предковые группы, которые больше не отвечают требованиям, предъявляемым к ним изменёнными условиями существования. Таким образом, вырождение родительских групп, вероятно, скорее связано с отсутствием необходимого совершенствования (Fortbildung), чем с положительным регрессом (positive Rückbildung), то есть закат групп в большинстве случаев происходит не столько из-за полного вымирания, сколько из-за вымирания всех ветвей, получивших одностороннее изменение, вследствие вытеснения ветвями, развитие которых координировано. Чем выше ранг систематической группы, тем меньше вероятность того, что она полностью вымрет, поскольку будет выше вероятность того, что даже когда большая часть группы вымрет, какая-то ветвь группы выживет, и исходный ствол будет развиваться в этом направлении. Отсюда количество вымерших родов намного больше, чем количество вымерших семейств, причём последних намного больше, чем вымерших отрядов, а их, в свою очередь, намного больше, чем количество вымерших классов, а о вымерших в целом стволах нет достоверных сведений (Haeckel 1866b, S. 369).

Эрнст Геккель ввёл специальные термины: *онтогенез*, обозначающий развитие индивида (особи), и *филогенез*, обозначающий «эволюционную историю органических стволов (Entwicklungsgeschichte der Stämme)» (Haeckel 1866a, S. 30), причём филетическое развитие (филогенез) он отождествлял с палеонтологическим развитием, которое включало в себя ряд изменений форм, которые претерпевают вид и представленный одним или несколькими видами ствол (филум) на протяжении всего времени своего индивидуального существования (Haeckel 1866b, S. 299-300).

Поскольку развитие видов и стволов Э.Геккель трактовал по аналогии с индивидуальным развитием, то вполне очевиден параллелизм между ними. Однако следует отметить определённую специфику выявления параллелизма, поскольку его можно проследить на основе непосредственно наблюдаемых и сравнительных данных. Так, Э.Геккель ввёл представление о тройном параллелизме: между филетическим (палеонтологическим), бионтическим (индивидуальным) и систематическим (специфическим) развитием. Надо подчеркнуть, что его исходная идея отличается от современной трактовки, согласно которой метод тройного параллелизма заключается в сравнении данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. Собственно, у Э.Геккеля вместо сравнительной анатомии была систематика, а также имеется определённая специфика в причинной трактовке параллелизмов.

Так, по мнению Э.Геккеля, легко объясним параллелизм между филетическим (палеонтологическим) и бионтическим (индивидуальным) развитием, поскольку он механически объясняется законами наследования. Онтогенез представляет собой сокращённый пересмотр длинной

и медленно идущей филогении, а не прямой результат адаптации к новым условиям существования в течение индивидуального развития (Haeckel 1866b, S. 372).

Параллелизм между филетическим и систематическим развитием, по мнению Геккеля, объясняется теорией эволюции (Descendenz-Theorie), особенно законами дивергенции и прогресса (Fortschritt) и, главным образом, тем обстоятельством, что дивергентная эволюция различных ветвей одного и того же ствола неравномерна по степени и скорости изменения. Так, согласно палеонтологическим данным, некоторые ветви различных стволов животных и растений (некоторые морские звезды, филоподы (Crustacea), папоротники) развивались очень медленно и почти не изменились со времён палеозоя, и они очень похожи на своих первоначальных предков и поэтому остались на сравнительно низком уровне развития. Другие ветви развивались в среднем темпе и изменились умеренно (морские лилии, Macrura (Crustacea), хвойные), а их организация имеет промежуточные черты между консервативными и прогрессивными типами. Третьи ветви развивались очень быстро (морские ежи, крабы, цветковые растения), адаптируясь к новым благоприятным условиям существования, и они за короткое время достигли высокой степени совершенства. Таким образом, палеонтологические данные по любой группе организмов демонстрируют чрезвычайно неравномерное развитие её различных ветвей, которые различаются по скорости, качеству и количеству изменений, результатом чего является древовидно разветвлённый гештальт – естественная система всех живущих членов группы (Haeckel 1866b, S. 372-373).

По сути, принятие параллелизма между филетическим и систематическим развитием представляется излишним, поскольку, как полагал Э.Геккель, и филогенез изображается в форме древа, и естественная система представляет собой древо, то есть этот параллелизм представляет собой описание одного объекта разными словами. Конечно, если в естественную систему включать только современные формы, а в филогению – все формы: и современные, и вымершие, то тогда будет параллелизм между частью объекта и самим объектом. Но в любом случае здесь нет параллелизма между двумя разными объектами.

Параллелизм между бионтическим и систематическим развитием Э.Геккель объяснял комбинацией двух предыдущих параллелизмов: если существует параллелизм между бионтическим и филетическим развитием, а также между систематическим и филетическим развитием, то должен существовать и параллелизм между бионтическим и систематическим развитием (Haeckel 1866b, S. 373).

Таким образом, обоснованным можно признать лишь параллелизм между бионтическим и филетическим развитием, онтогенезом и филогенезом, который в данном контексте можно трактовать как проявление

причинных зависимостей между индивидами разных структурных уровней. Так, стволы как индивиды высшего структурного уровня обуславливают развитие индивидов (бионтов), располагающихся на более низком уровне. Эта обусловленность трактовалась как причинная зависимость: «Онтогенез, или развитие органических индивидов, как ряд изменений формы, которые претерпевает каждый отдельный организм в течение всего времени его индивидуального существования, напрямую обусловлен филогенезом или развитием органического ствола (филума), к которому он принадлежит» (Haeckel 1866b, S. 300). Более кратко, «онтогенез есть не что иное, как краткое повторение филогенеза» (Haeckel 1866b, S. 7).

Сам термин «биоγενетический закон (biogenetisches Grundgesetz)» Э.Геккель ввёл несколько позже (Haeckel 1872, S. 471). В причинном отношении он уточнил, что филогенез есть механическая (материальная) причина онтогенеза.

По мнению Э.Геккеля, параллелизм между филогенезом и онтогенезом неполон, так как в онтогенезе отсутствуют многие фазы, соответствующие своим филогенетическим формам. Существуют разные факторы, связанные с характером жизни личинок и способствующие изменению самого онтогенеза. В первую очередь, Э.Геккель ввёл два понятия: *палингенез* и *ценогенез*. В случае палингенеза развитие может сокращаться, то есть из него могут выпасть некоторые фазы. В случае ценогенеза повторение филогении искажается путём добавления эмбриональных органов, необходимых для обеспечения развития личинок или зародыша.

Ценогенетические изменения осуществляются двумя способами. Во-первых, путём *гетерохронии* – онтогенетического смещения во времени в ту или иную сторону. При онтогенетическом ускорении «орган появляется по сравнению с прочими гораздо раньше, чем это имело место при развитии филогенетическом» (Геккель 1940, с. 255-256). При онтогенетическом замедлении «орган появляется относительно позднее, чем это первоначально, по-видимому, имело место при соответствующем филогенетическом развитии» (Геккель, 1940 с. 256). Во-вторых, путём *гетеротопий* – локальных смещений формируемых органов в эмбриогенезе.

Идеи Э.Геккеля были подвергнуты критике (His 1874; Hurst 1893). В ответ на критические высказывания против биогенетического закона Э.Менерт заметил, что эмбриогенез представляет собой комплекс органогенезов. Соответственно, каждый орган развивается со своей скоростью, и зародыш представляет собой комплекс органов, находящихся на разных стадиях развития по отношению к их соответствующему филогенетическому развитию. Таким образом, биогенетический закон применим не к организму как целому, а к отдельным органам. Для ускоренного развития органов им был предложен термин *акселерация*, а для

замедленного – *ретардация* (Mehnert 1898). По мнению Э.Менерта, скорость эмбриональных событий прямо пропорциональна текущей интенсивности филетических процессов. Он дал слегка изменённую формулировку биогенетического закона: «Онтогенез представляет собой модифицированное повторение филогенеза» (Mehnert 1898, S. 150).

Евгению Риньяно утверждал, что онтогенез является точным повторением филогенеза, однако имеются факторы, подавляющие и сокращающие в онтогенезе многие филогенетические стадии. На утверждении о точности повторения онтогенезом филогенеза он основал два положения: «Каждая стадия онтогенетического развития любого организма представляет собой ровно один вид среди предков этого организма. Два вида, имеющие общего предка, имеют идентичное онтогенетическое развитие вплоть до стадии, соответствующей этому общему предку; они не начинают расходиться, пока не пройдут эту стадию» (Rignano 1911, p. 13-14).

Таким образом, эти положения исходят из «классических» представлений биогенетического закона: онтогенез представляет собой последовательность стадий, соответствующих состояниям взрослых форм, отражающих этапы филогенеза группы; эволюция происходит на взрослой стадии путём надставок. Эти представления Е.Риньяно обосновывал тем, что биогенетический закон является непосредственным следствием наследования приобретённых признаков (Rignano 1911, p. 218). По его мнению, пока эмбрион развивается в яйце или теле матери, условия окружающей среды на него практически не влияют. Но когда индивид начинает вести самостоятельную жизнь, он может попасть в условия, в которых ему потребуются новые функциональные адаптации. Также Е.Риньяно указал, что теория А.Вейсмана не в состоянии объяснить биогенетический закон, поскольку детерминанты могут подвергаться модификации на любой стадии онтогенеза, а не только на конечной стадии. Это очень интересное соображение, поддерживаемое и другими авторами (Каммерер 1927). Но сначала следует сказать несколько слов о представлениях самого А.Вейсмана.

Поддерживая работы Э.Менерта и некоторых других эмбриологов, А.Вейсман считал, что в целом биогенетический закон не может быть отвергнут, но его нельзя рассматривать прямолинейно. Онтогенез возникает из филогенеза путём конденсации его стадий, которые могут меняться, сокращаться, выбрасываться или сжиматься. Он утверждал, что для сопоставления с филогенезом нельзя использовать стадии онтогенеза в целом, но только фазы развития отдельных органов. Таким образом, адаптироваться может не только отдельная фаза, но и отдельный орган. Август Вейсман сделал попытку проинтерпретировать биогенетический закон в контексте своих представлений о наследственности, согласно которым каждая новая адаптация на любом этапе зависит от

изменения конкретных детерминант внутри зародышевой плазмы, которое, в свою очередь, зависит от зародышевого отбора, то есть от борьбы разных вариантов детерминант между собой. Но такие изменения не приводят к продлению онтогенеза и повторению филетических стадий внутри него (Weismann 1904, p. 186). По мнению А.Вейсмана, «такая новая стадия может возникнуть только из зародышевой плазмы путём дублирования и частичного изменения детерминант предыдущей стадии» (Weismann 1904, p. 187).

Но это утверждение совершенно не согласуется с точкой зрения, что филогенез является причиной онтогенеза. Если основываться на этом утверждении А.Вейсмана, то должно быть наоборот: онтогенез является причиной филогенеза.

Возвращаясь к замечанию Е.Риньяно, следует подчеркнуть, что основанием для выбора одной из указанных точек зрения касательно причинных отношений между филогенезом и онтогенезом является неоламаркистская или неодарвинистская ориентация исследователя, причём сторонники неоламаркизма с теми или иными оговорками признают справедливость биогенетического закона, а неодарвинисты либо отрицают этот закон, либо в причинном отношении устанавливают противоположную связь между филогенезом и онтогенезом. Таким образом, последующий переход ко второй точке зрения как раз и объясняется распространением генетических идей и осуждением неоламаркизма как несостоятельной теории.

Была высказана точка зрения, что в логическом отношении «биогенетический закон» не является ни законом, ни правилом, но только одним из способов описания изменения онтогенеза, как и закон Бэра, который является не законом, а также описанием одного из способов изменения онтогенеза (Franz 1927). Биогенетический закон основывается на философии тождества, то есть в данном случае сопоставляются онтогенез и ряд предков. В этом контексте филетические изменения онтогенеза могут быть достигнуты путём 1) продления онтогенеза за предыдущую взрослую фазу, 2) сокращения онтогенеза на предыдущей взрослой фазе, 3) отклонения (девиации) онтогенеза на какой-то средней фазе (Franz 1927).

Было указано на необходимость описывать соотношение онтогенеза и филогенеза в точных формулировках. Так, рекапитуляция интерпретируется как повторение признаков *взрослых* предков. Однако рекапитулируется *дефинитивное состояние признака*, а оно может наступить и на более ранних стадиях онтогенеза. Стадию онтогенеза, на которой признак приобретает дефинитивное состояние, можно назвать *терминальной* для этого признака (Ёжиков 1939). Таким образом, следует говорить о *рекапитуляции дефинитивных признаков* (Ёжиков 1933). По мнению И.И.Ёжикова, элементарными типами эволюционных измене-

ний онтогенеза могут быть признаны только надставки и отпадения конечных стадий. С этой точки зрения девиации могут быть интерпретированы следующим образом. Онтогенез можно рассматривать как совокупность морфогенезов отдельных признаков. У какого-то признака, приобретающего дефинитивное состояние на средних стадиях онтогенеза, может произойти надставка, но по отношению к онтогенезу в целом она будет проинтерпретирована как девиация (Ёжиков 1933).

Согласно объяснению И.И.Ёжикова (1939, с. 266), представление Э.Геккеля «о том, что эволюционные изменения впервые возникают во взрослом, или почти взрослом состоянии, навеяно ламаркистскими взглядами о наследственном влиянии употребления и неупотребления органов, так как при этом имеется в виду дефинитивная функция органа и её изменения». Онтогенез грубо можно разделить на две стадии: период морфогенеза и период роста. Соответственно, надставки возможны в конце периода морфогенеза, который у разных органов приходится на разные стадии онтогенеза. Однако вопрос о факторах, вызывающих появление надставок, И.И.Ёжиковым не поднимался.

В онтогенезе растений отмечают черты более простой организации, что может быть истолковано как частичное повторение филогенеза в онтогенезе (Козо-Полянский 1937).

Последующие исследователи, за редким исключением, либо придерживались «компромиссной» точки зрения, то есть признавали возможность изменения онтогенеза на любой стадии, либо отвергали биогенетический закон (закон рекапитуляции) как несостоятельный.

Следует указать на то, что исследования онтогенеза насекомых выявили следующие закономерности: эмбрионизация, как правило, коррелирует с неотенией, а дезэмбрионизация – с надставками имагинальной стадии, причём их невозможно объяснить непосредственной адаптацией и приходится признать наличие внутренних факторов, обуславливающих перестройки онтогенеза (Тихомирова 1991).

В целом биогенетический закон основывается на противопоставлении взрослой стадии предыдущим, причём считается, что организм изменяется преимущественно во взрослом состоянии вследствие либо влияния среды, либо изменения функций органов. Функциональное изменение предыдущих стадий (ценогенез) также признаётся, но оно интерпретируется как исключение, обусловленное адаптацией к личиночным или эмбриональным условиям развития. Причём ценогенезы не приводят к изменению взрослой стадии. Противопоставление взрослой стадии предыдущим – это широко распространённое представление, в том числе и среди противников биогенетического закона (Huxley, Beer 1963).

Следствием изменения взрослой стадии является изменение хода онтогенеза, направленное на экономное достижение нового дефинитивного состояния.

Онтогенез как причина филогенеза

По мнению Э.Жоффруа Сент-Илера (1970) внешние воздействия способны вызвать такие изменения в развитии зародыша, которые способствуют возникновению новых форм. Исследователи проводят различие между ламаркизмом и жоффруизмом на том основании, что Ж.Б.Ламарк придавал решающее значение волевым усилиям организмов*, а Э.Жоффруа Сент-Илер – прямому воздействию внешней среды на них, то есть у первого организмы активны, у второго – пассивны (Холодковский 1923; Филипченко 1977). Но в данном случае важен другой пункт расхождения между ламаркизмом и жоффруизмом: в первом случае изменяется взрослый организм, а во втором – зародыш (Чайковский 2006). Именно это основание позволяет совершенно по-другому проинтерпретировать соотношение между филогенезом и онтогенезом, чем это делал Э.Геккель.

В этом отношении, пожалуй, первым критиком биогенетического закона Э.Геккеля был В.Гис. В первую очередь он обратил внимание на то, что рисунки Э.Геккеля, аргументирующие биогенетический закон, неточно передают действительное развитие зародышей. В отличие от Э.Геккеля, В.Гис считал, что между филогенезом и онтогенезом существует обратное соотношение, то есть форма является прямым следствием зародышевого роста. По мнению В.Гиса, в ряде форм развивающегося организма любая предыдущая форма является необходимым предшественником последующей формы. Для изменения развития в сторону усложнения необходим небольшой шаг. Точно так же небольшими изменениями развития можно объяснить и образование новых видовых форм, происходящих как в результате увеличения продолжительности роста, так и изменения скорости роста различных тканей (His 1874).

О точке зрения А.Вейсмана уже говорилось в предыдущем разделе, и её следует признать нелогичной, поскольку, признавая биогенетический закон, А.Вейсман в причинном отношении давал ему противоположную трактовку. Надо заметить, что очень многие исследователи обозначают термином *биогенетический закон* соотношение между филогенезом и онтогенезом, не фокусируя внимания на характере причинной связи между ними, что порождает путаницу в отношении этой проблемы, поэтому далее этим термином я буду обозначать только формулировку, данную Э.Геккелем.

В последнем десятилетии XIX века началась атака на биогенетический закон (Северцов 1912). Так, Ч.Хёрст утверждал, что онтогенез не является олицетворением филогении, не является даже модифицированным её воплощением, не является повторением хода эволюции. В

* Эта точка зрения передаёт представления самого Ж.Б.Ламарка с искажением, но она была распространённой долгое время.

своей критике он ссылался на закон К.М.Бэра, как опровергающий закон рекапитуляции. Но из текста его статьи остаётся неясной позитивная точка зрения: то ли Ч.Хёрст придерживался позиции, противоположной биогенетическому закону (Hurst 1893, p. 197), то ли он считал, что существует только параллелизм между разными онтогенезами, и нет никакого параллелизма между онтогенезом и филогенезом (Hurst 1893, p. 199).

Основываясь на идеях А.Вейсмана о непрерывности зародышевой плазмы и её составе из гетерогенных частиц, К.Эмери считал, что элементы зародышевой плазмы борются друг с другом и подвергаются внутри зародыша естественному отбору, вследствие чего в онтогенезе преуспевающие зачатки развиваются раньше и быстрее, а зачатки, проигрывающие первым, развиваются позже и медленнее (Emery 1896). Таким образом, «Последовательность явлений онтогенеза не есть прямое последствие филогенеза, но является, с одной стороны, результатом физико-химических условий, с другой же стороны, зависит от относительной энергии более древних и более новых определяющих элементов зачатка. Таким образом, в развитии зародыша в действительности нет ни настоящего повторения филогенеза, ни ценогенетических явлений в истинном смысле слова» (Emery 1896 – цит. по: Северцов 1912, с. 58). Итак, именно изменения в зародыше являются причиной изменения онтогенеза.

Основательной критике биогенетический закон подверг В.Гарстанг, причём на основании как раз новых генетических представлений. Он исходил из того, что Геккель под филогенезом понимал филетическую преемственность взрослых форм, и указал, что под филогенезом можно понимать и филетическую преемственность зигот. Учитывая, что «Каждому развитию взрослой формы, даже с учётом его пластичности под воздействием окружающей среды (поскольку в этом отношении существуют большие различия как среди животных, так и среди растений), предшествует соответствующее развитие зиготической структуры, ядерной или цитоплазматической, или обеих, определяющих при соответствующих условиях форму и характер онтогенетических изменений и их результат» (Garstang 1922, p. 82), он сделал вывод, что филогенез представляет собой последовательность онтогенезов, или жизненных циклов. Таким образом, онтогенез не повторяет филогенез, а создаёт его.

Этой же точки зрения придерживался и О.Шиндевольф, который создал концепцию *протерогенеза*, противопоставляемую концепции *палингенеза* Э.Геккеля.

В концепции палингенеза признаётся, что новые признаки появляются в конце морфогенеза, и они постепенно сдвигаются на ранние стадии. В ювенильных стадиях выражаются древние свойства. Эти стадии повторяют стадии предыдущего развития и, таким образом, они ретро-

спективны. Во взрослых же стадиях выражаются новые признаки, следовательно, они являются перспективными.

В концепции протерогенеза признаётся, что новые признаки появляются в начале морфогенеза, и они постепенно сдвигаются на поздние стадии. В ювенильных стадиях выражаются новые свойства, которые предвосхищают будущие этапы развития типа (*Stammesentwicklung*), следовательно, они являются перспективными. Во взрослых стадиях выражаются древние особенности и потому они ретроспективны (Schindewolf 1929, S. 61). Чем сильнее отличается новый тип* комплексом признаков от предыдущего типа, тем на более ранних стадиях онтогенеза эти признаки осуществляются (Schindewolf 1937, S. 201).

Таким образом, по мнению О.Шиндевольфа, онтогенез реален, а филогения видов, родов, семейств и т.д. – это абстрактная идея, основанная на цепочке последовательных онтогенезов, которая сжата до ряда, отражающего значительные преобразования формы. Онтогенез всегда повторяет только онтогенез: либо он повторяет индивидуальное развитие родителей без какого-либо изменения, либо отражает определённые преобразования (Schindewolf 1946).

Точки зрения, что филогенез – это только последовательность онтогенезов, придерживался К.Бойрлен. Обсуждая два главных способа преобразования онтогенеза: палингенез и метакинез, он привёл примеры из области палеонтологии, поддерживающие положение, что метакинетический способ изменения онтогенеза типичен для взрывной фазы филогенеза, и он отсутствует в фазе ортогенеза. Такой тип изменения онтогенеза не может быть объяснён в контексте ламаркизма, поскольку в рамках этой теории полагается, что изменению подвержены только функционирующие конечные стадии.

Поскольку имеется тесная связь между окружающей средой, образом жизни и организацией, то изменение недетерминированного онтогенеза может произойти только под влиянием окружающей среды, предположительно через изменение метаболизма. Изменённый ход онтогенеза приводит к новым типам строения, из которых только жизнеспособные типы получают дальнейшее развитие. Поэтому термин *метакинез* предпочтительнее термина *протерогенез*, поскольку он соотносится со случайным изменением онтогенеза, а не его модификацией, нацеленной на дальнейшее развитие и адаптацию (Beurlen 1930).

Палингенез, понимаемый как повторение онтогенеза в процессе репродукции, будет осуществляться в обстоятельствах, когда онтогенез полностью детерминирован, то есть в фазе ортогенеза. Собственно, палингенез является причиной ортогенеза, соответственно, закон инерции

* Под типом О.Шиндевольф понимал комплекс общих признаков, который присущ особям, принадлежащим к таксономическим единицам, отражающим отрезки определённых филогенетических линий. Предполагалось, что этот комплекс признаков имеет субстрат в определённой части генетического материала (Schindewolf 1944, S. 269).

О.Абеля основан на путанице причины и следствия. В этой фазе адаптация происходит только в пределах выработанной формы, и она выражается в усилении одних органов и атрофии других на основе изменения обмена веществ.

В фазе ортогенеза происходит прогрессирующее сужение изменчивости, обусловленное тем, что повторение онтогенеза постепенно его детерминирует, соответственно, диапазон изменчивости постепенно должен уменьшаться в течение этой фазы (Beurlen 1930).

Над решением проблемы соотношения между онтогенезом и филогенезом много работал А.Н.Северцов. На основании многолетних наблюдений и экспериментов он начал решать проблему не как «или–или», а как «и–и». Так, в 1910 году А.Н.Северцов пришёл к выводу, что «филогенетические изменения взрослых органов развиваются в индивидуальной жизни особи двумя различными способами, которые я, за неимением лучших терминов, обозначаю как “способ эмбриональных изменений” и “способ надставки стадий”» (Северцов 1945, с. 9). В пользу первого способа указывает большее разнообразие развития на ранних стадиях по сравнению с поздними. В случае эволюции путём эмбриональных изменений биогенетический закон не верен. Поскольку, по мнению А.Н.Северцова, такие изменения отличаются от ценогенезов, то для них он предложил термин *филэмбриогенез*.

Однако биогенетический закон верен в случае эволюции способом надставки стадий. По мнению А.Н.Северцова, биогенетический закон следует рассматривать как частный случай отношений между филогенезом и онтогенезом, которые он сформулировал в следующем виде: «*онтогенез есть функция филогенеза*, т.е. другими словами, что без понимания законов эволюции мы не можем понять и законов индивидуального развития» (Северцов 1945, с. 13).

В следующей своей работе А.Н.Северцов заметил, что следует разделять «признание верности биогенетического закона самого по себе, как выражения определённых отношений между филогенезом и онтогенезом и признание значения этого обобщения, как способа филогенетического исследования» (Северцов 1912, с. 30). Он имел в виду, что позднейшие перестройки онтогенеза могут так затушевать его связь с филогенезом, что корректная реконструкция филогенеза по эмбриологическим данным становится невозможной.

Все органы в отношении их функционирования в течение онтогенеза А.Н.Северцов (1912) классифицировал следующим образом: 1) не функционирующие (рудиментарные); 2) функционирующие: А) ценогенетические (провизорные), то есть функционирующие в эмбриональном периоде и атрофирующиеся у взрослых; Б) функционирующие с момента формирования: а) функционирующие с эмбрионального периода; б) функционирующие только у взрослых.

Далее он считал, что по отношению к функционирующим органам можно говорить об их адаптированности (специализированности) к определённым условиям существования*. На этом основании А.Н.Северцов разделил органы на *экзосоматические*, адаптированные к внешней среде, и *эндосоматические*, адаптированные к строению и деятельности экзосоматических и других эндосоматических органов. Граница между этими двумя типами органов не является абсолютной, и в процессе эволюции органы могут менять свой характер.

Эволюционную проблему он сформулировал следующим образом: «как происходит процесс филогенетической эволюции приспособлений, т.е. другими словами, как совершается превращение специализированного эндо- или экзосоматического органа, приспособленного к определённым условиям среды, в иначе построенный и тоже специализированный орган, приспособленный к иным условиям?» (Северцов 1912, с. 98). Неадаптивное изменение органа в результате непосредственного влияния внешней среды А.Н.Северцов оставил за пределами объяснения†.

Итак, влияние внешней среды в первую очередь отражается на экзосоматических органах. Такое изменение этих органов А.Н.Северцов обозначил как *первичное изменение*, или *проталлаксис*. Изменения эволюционного характера происходят не только с экзосоматическими органами, но и изменения в эндосоматических органах «совершаются *коррелятивно* с первичными изменениями (проталлаксисами). *Под вторичными изменениями или корреляциями мы понимаем такие изменения функции или строения органа, которые происходят не вследствие непосредственного изменения в условиях внешней среды, а вследствие изменений в других органах, имеющих по функции или положению отношение к данному органу.* Такие изменения мы можем также обозначить как дейталлаксисы (от δέυτερος вторичный, и ἀλλάσσω изменяю). Факторами вызывающими вторичные или коррелятивные изменения (мы говорим об изменениях, имеющих филогенетическое значение) могут быть либо проталлактические изменения, происходящие в экзосоматических органах под непосредственным влиянием изменяющихся условий существования, либо вторичные изменения: в последнем случае может установиться целая цепь коррелятивных изменений» (Северцов 1912, с. 104-105).

С общебиологической точки зрения филогенетические изменения Северцов разделил на две группы: *прогрессивные*, повышающие полезную

* В данном случае вполне можно говорить о редукционизме А.Н.Северцова и пренебрежении им целостностью организма.

† Адаптивность в общем смысле понимается как соответствие свойств индивида среде обитания. В результате прямого действия среды должно достигаться соответствие между средой и свойствами индивида, то есть адаптация. Из дальнейших примеров, приводимых А.Н.Северцовым, приходится делать вывод, что адаптивность в его понимании обеспечивается активностью самого организма, так что на одно и то же изменение среды разные организмы могут реагировать разными способами. В целом (см. предыдущее примечание и последующий текст) представления А.Н.Северцова нельзя признать логически непротиворечивыми.

деятельность (функцию) органа, и *регрессивные*, понижающие полезную деятельность органа. Также он различал *общий прогресс*, характеризующийся повышением адаптивности организма в целом, и *частный прогресс*, характеризующийся повышением адаптивности одного или нескольких органов. Однако он считал, что в большинстве случаев они совпадают, то есть частный прогресс влечёт за собой общий прогресс. Аналогично совпадение имеется и в случае *общего* и *частного регресса*, но, по мнению А.Н.Северцова, частный регресс, как правило, сопровождается общим прогрессом, поскольку общий регресс ведёт к вымиранию вида. Но невозможно разделить прогрессивное и регрессивное изменение органа только на основании его морфологических изменений, не принимая во внимание изменение его функции.

Основываясь на том, что «всякое филогенетическое изменение в строении органов есть результат онтогенетических изменений, которые мы можем наблюдать, исследуя индивидуальное развитие данного животного» (Северцов 1912, с. 124), он пришёл к выводу, что изменения происходят двумя уже упоминавшимися путями: способом эмбриональных изменений и способом надставки конечных стадий. В отношении адаптивного характера изменений, полученных первым способом, А.Н.Северцов заметил, «что конечно я не представляю себе, что разобранным нами способом появляются *только* приспособительные, т.е. соответствующие переменам внешней среды, изменения организма: так же точно могут появляться и изменения индифферентного характера и изменения вредные, т.е. патологические» (Северцов 1912, с. 127).

Вполне очевидно, что это заключение расходится со сформулированной им задачей – описать эволюцию *адаптивных изменений*, не касаясь механизмов таких изменений, предполагаемых дарвинизмом или ламаркизмом. Вполне очевидно, что А.Н.Северцов, декларируя нейтральный подход, чётко придерживался неодарвинистической позиции. В частности, он утверждал: «Что касается до индифферентных эмбриональных вариаций, то я должен напомнить, что в сущности ведь нет качественной разницы между приспособительными и индифферентными изменениями, так как критерий лежит не в самом изменении данного органа, а в отношении между данным изменением его строения и соответствующим изменением среды: индифферентные при прежнем состоянии внешней среды вариации взрослого органа (развившиеся из эмбриональных вариаций), которые при наступлении перемены условий являются соответствующими новому изменённому состоянию среды и оказываются приспособительными» (Северцов 1912, с. 128).

Итак, как явствует из цитаты, А.Н.Северцов полагал, что эмбриональные изменения возникают независимо от изменений внешней среды, следовательно, говорить об их изначальном адаптивном характере некорректно. Также следует принять во внимание, что филэмбриоге-

незы он отличал от ценогенезов на том основании, что последние представляют собой изменения, адаптированные к жизни зародыша, а первые – могут быть адаптированными к жизни взрослого индивида, то есть их адаптивность является вторичной.

Способ эволюции органов путём надставки конечных стадий индивидуального развития, по мнению А.Н.Северцова, сильно отличается от предыдущего способа по своему воздействию на ход индивидуального развития. Ссылаясь на правило К.М.Бэра, гласящее, что признаки, характеризующие ранг группы, в индивидуальном развитии появляются тем позже, чем ниже ранг группы, А.Н.Северцов признал, что такая ситуация могла сложиться в том случае, если эволюция происходит путём надставки конечных стадий. В этом случае каждая последующая надставка сдвигает предыдущую на более раннюю стадию развития. Таким образом, в случае эволюции путём эмбриональных изменений «филэмбриогенетические изменения являются *предшествующими по времени* изменениям взрослых органов и обуславливают последние. При эволюции по способу изменения конечных стадий мы напротив видим, что *филэмбриогенезы являются следствиями изменения органов взрослых*» (Северцов 1912, с. 198).

Следует указать на ещё одно различие этих двух способов эволюции. Так как, согласно представлению А.Н.Северцова, новая стадия развития появляется в период времени, когда животное уже закончило морфогенез и ведёт тот же образ жизни, что и взрослое животное, то есть в период, предшествующий размножению, то для периода размножения «нам станет понятным значение всякого приспособления, обеспечивающего целость и безопасность организма, а вместе с тем и его будущего потомства, в течение этого периода жизни. Мы разбирали эволюцию отдельных органов, но само собой разумеется, что наступление данного периода в жизни животного зависит от степени развития всей суммы органов данного животного: чтобы животное было способно с успехом бороться за существование при условиях половозрелого состояния, необходимо, чтобы гармонично были развиты все приспособления его организма, важные для данного периода. Этим условием и определяется время появления в индивидуальной жизни нового признака взрослого: он может появиться раньше периода зрелости, но никоим образом не позже её наступления, ибо только при этом условии он будет иметь своё биологическое значение; конечно, это имеет силу при условии, что данный признак не есть признак индифферентный, но что он имеет решающее значение для жизни животного при данных условиях существования» (Северцов 1912, с. 192).

Таким образом, несмотря на оговорку о возможности появления на конечной стадии индифферентных признаков, вполне очевидно, что на этой стадии организм в полном объёме взаимодействует со средой оби-

тания, и можно говорить о соответствии (соотносительности) признаков среде обитания хотя бы для установления их индифферентности.

Как вариант эволюции путём изменения конечных стадий А.Н.Северцов привёл эволюцию путём *выпадения* конечных стадий.

Основываясь на положениях, что 1) онтогенез представляет собой последовательную дифференцировку первоначально однородных зачатков на разнородные зачатки органов; 2) дифференцирующиеся зачатки самостоятельны в своём развитии, а также учитывая, что сложные органы могут изменяться двумя способами: 1) все части органа изменяются в одном направлении; 2) отдельные части органа изменяются независимо друг от друга, А.Н.Северцов пришёл к выводу, что изменение частей сложного органа в одном направлении крайне маловероятно в случае эволюции способом изменения конечных стадий развития. Тогда эволюция путём эмбриональных изменений – «это есть способ эволюции, посредством которого может быть достигнуто одинаково направленное (прогрессивное или регрессивное) изменение целого ряда органов развивающихся из одного и того же зачатка, т.е. другими словами посредством него в организме достигаются изменения общего характера» (Северцов 1912, с. 221).

Однако этот вывод верен, если верно второе основание, в котором полагается самостоятельность развития зачатков. В этом случае индивид должен интерпретироваться не как целостный организм, а как мозаика независимых друг от друга органов*.

В отношении рекапитуляции в случае эволюции способом изменения конечных стадий, когда конечная стадия при появлении новых стадий сдвигается на всё более ранние стадии развития, А.Н.Северцов предположил, что «процесс и степень этого передвигания зависят от *интенсивности* эволюции, т.е. от суммы филогенетических изменений, претерпеваемых данным органом, а не просто от древности филогенетической закладки данного признака, как это часто думали раньше» (Северцов 1912, с. 265-266). Также он переформулировал закон рекапитуляции следующим образом: «в эмбриональном состоянии *при эволюции посредством изменения конечных стадий повторяются не признаки взрослых предков, а признаки эмбриональные, которые были некогда признаками взрослых и которые уже у предков сделались, благодаря сдвиганию, признаками эмбриональными*» (Северцов 1912, с. 272). Таким образом, А.Н.Северцов крайне ограничил применимость биогенетического закона Э.Геккеля. В такой трактовке, по сути, этот закон следует ограничить сопоставлением двух последних стадий развития.

* Позже, в 1927 году, А.Н.Северцов, ссылаясь на мнение Г.Осборна, что эволюционируют отдельные признаки (Osborn 1917), прямо согласился с его точкой зрения: «Мы принимаем этот вывод. Я же выдвигаю его здесь лишь потому, что факт, что эволюция животных представляет собой практически эволюцию их отдельных признаков, до сих пор недостаточно, как мне кажется, учтён исследователями» (Северцов 1945, с. 396).

В своей очередной работе «Современные задачи эволюционной теории» (1914) А.Н.Северцов дал предварительную формулировку «общего закона» эволюции: «Все современные животные и растения произошли естественным путём постепенного и медленного изменения от иначе и, в общем, более просто организованных форм, живших в прежние геологические эпохи» (Северцов 1945, с. 218-219). В этой работе он наметил различия между понятиями морфологического прогресса, регресса и специализации.

В отношении коррелятивных изменений (дейталлаксисов) А.Н.Северцов указал, что объяснение этих изменений и с ламаркистской, и с дарвинистской точки зрения затруднительно. Однако ламаркистское объяснение он свёл к упражнению или неупражнению органов и показал, что оно недостаточно, так как является ненаследственным. В случае дарвинизма А.Н.Северцов сослался на точку зрения А.Р.Уоллеса, считавшего, что все органы варьируют во всех направлениях и всегда можно найти такие вариации, которые показывают изменение двух органов в одном направлении, и заключил, что это объяснение маловероятно. Сам же А.Н.Северцов основывался на том, что органы закладываются и развиваются независимо от внешних условий, в которых живёт взрослое животное, и что большинство таких развивающихся органов не функционирует. Противопоставляя эту идею представлению о наследственности всех филогенетических изменений, он считал, что «весьма большую роль при эволюционном процессе у многоклеточных животных играют ненаследственные коррелятивные изменения» (Северцов 1945, с. 263).

В подкрепление своей точки зрения о существовании воспроизводящихся в поколениях, но ненаследственных признаках, А.Н.Северцов привёл примеры с глазами протей и обликом растений. Также он указал на то, что в опытах на зародышах выявлено огромное количество коррелятивных изменений в развитии. Согласно представлению Северцова, первичное наследственное изменение какого-либо органа влечёт за собой коррелятивные ненаследственные изменения связанных с ним других органов, причём «*Первичные изменения*, медленное и постепенное суммирование которых даёт толчок к эволюции органов, по принятому нами воззрению, происходят вследствие наследственного изменения идиоплазмы оплодотворённого яйца» (Северцов 1945, с. 272). Таким образом, по мнению А.Н.Северцова, ненаследственные изменения органов устойчиво воспроизводятся благодаря связям с органами, изменения которых наследственны. Если же в опыте производится *первичное изменение* (или моделируется возврат к образу жизни предков), то связи изменяются в течение одного поколения, то есть, как полагал А.Н.Северцов, первичные изменения происходят медленно, а вторичные – сравнительно быстро.

Наконец, в этой работе свою точку зрения и её соотношение с дарвинизмом и ламаркизмом А.Н.Северцов резюмировал следующим образом: «Первичным фактором эволюционного процесса мы признали процесс суммирования наследственных изменений организма, т.е. дарвиновский принцип, и отнеслись отрицательно к вопросу о наследовании результатов упражнения и неупражнения органов, т.е. к принципу Ламарка. Отметим, что не признавая наследственности результатов упражнения, которая пока не подтверждается фактами, мы признаём, что упражнение и неупражнение органов и влияние внешних условий существования имеют полную силу при коррелятивных изменениях. Таким образом, мы приходим к выводу, что принципы Ламарка играют громадную роль в процессе филогенетической эволюции, хотя и не ту, которую им приписывали до сих пор» (Северцов 1945, с. 276). Эта цитата отражает представление учёных того времени о дарвинизме и ламаркизме, сильно отличающееся от представлений самих как Ч.Дарвина, так и Ж.Б.Ламарка.

В книге «Главные направления эволюционного процесса» (первое издание в 1925 году) А.Н.Северцов исходил из предположения, что филогенез представляет собой адаптивный процесс, а формирующиеся в этом процессе адаптации полезны в биологическом отношении при изменении окружающей среды. Он чётко обозначил различия между понятиями биологического и морфофизиологического прогресса. Так, *биологический прогресс* связан с увеличением численности особей и распространением данного вида или надвидовой группы и характеризуется «следующими признаками: 1) численным увеличением особей данной систематической группы, 2) прогрессирующим расселением, т.е. захватом новых ареалов обитания и 3) распадением, по мере того как животные попадают в новые условия существования, на подчинённые систематические единицы (разновидности, группы и т.д.)» (Северцов 1967, с. 57-58). Если группа характеризуется противоположными признаками, то она находится в состоянии *вымирания*.

Биологический прогресс обеспечивают следующие морфофизиологические изменения: «1. *Морфофизиологический прогресс, или ароморфозы*, т.е. приспособительные изменения, при которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков повышается. 2. *Идиоадаптации*, т.е. приспособительные изменения, при которых энергия жизнедеятельности взрослых потомков не повышается, но и не понижается. 3. *Ценогенезы*, т.е. приспособительные изменения зародышей (и личинок), при которых общая энергия жизнедеятельности и строения взрослых потомков не изменяется, но возрастает число потомков. 4. *Общая дегенерация*, т.е. приспособительные изменения взрослых потомков, при которых общая энергия жизнедеятельности понижается» (Северцов 1967, с. 58).

Таким образом, вместо прежних двух направлений морфофизиоло-

гических изменений (прогресс и регресс) А.Н.Северцов ввёл четыре направления изменений. Только, к сожалению, он не привёл способов, с помощью которых можно было бы оценить *энергию жизнедеятельности*.

В морфофизиологическом отношении *ароморфоз* характеризуется таким изменением строения органов, которое обуславливает интенсификацию, дифференцировку и усложнение их функций. К этим изменениям относятся: 1) гистологическая специализация, 2) увеличение органов и усложнение их формы, 3) морфологическая дифференцировка органов, 4) увеличение количества органов, 5) изменение расположения повторяющихся органов, 6) срастание и вторичное разделение отдельных частей (Северцов 1967). В качестве примера ароморфоза им приводится эволюция сердца у позвоночных. В отношении организации в целом нет достаточно чётких критериев ароморфоза, но предполагается, что в случае ароморфоза организация должна подниматься на более высокую ступень, дающую возможность дальнейшего прогрессивного изменения.

Идиоадаптации, по мнению А.Н.Северцова, характеризуются изменением окраски (покровительственной и защитной), изменением формы тела и органов движения соответственно образу жизни животных, а также изменениями самых разных органов, показывающими адаптацию к конкретным условиям среды. Идиоадаптивные изменения происходят обычно после ароморфоза. К *ценогенезам* относят различные яйцевые, зародышевые и личиночные изменения, обуславливающие благополучное развитие. В случае *дегенерации* обычно атрофируются органы с активными функциями и увеличиваются органы размножения и пассивной защиты. Как правило, дегенеративные изменения происходят при переходе животных к неподвижному (сидячему) или паразитическому образу жизни.

По мнению А.Н.Северцова, четыре направления морфофизиологических изменений объясняют существование и процветание в настоящее время крайне примитивных форм: «Современная фауна состоит, таким образом, из форм животных, принадлежащих *по высоте и характеру своей организации к самым различным по времени эпохам существования земного шара*. <...> Парадоксальный факт одновременного и с биологической точки зрения благополучного существования всех этих, по типу организации столь разновременных форм объясняется тем установленным нами общим положением, что биологический прогресс в равной мере достигается четырьмя различными способами: ароморфозом, идиоадаптацией, ценогенезом и дегенерацией. Как мы видели, морфофизиологические различия между этими четырьмя типами эволюции весьма велики, но с биологической точки зрения, т.е. с точки зрения выживания и победы в борьбе за существование, они равноценны» (Северцов 1967, с. 118).

Также А.Н.Северцов попытался объяснить, как изменения внешней среды могли привести к иному образу жизни и последующим за ним морфофизиологическим изменениям. Однако приводимые им гипотетические реконструкции перехода к подземному или полуводному образам жизни не дают полного ответа, так как образ жизни меняет одна из нескольких близких групп, другие же остаются без изменений или меняются в другом направлении.

Кроме того, несмотря на декларируемую поддержку неodarвинизма и утверждение, что ламаркизм не даёт надёжного объяснения, А.Н.Северцов ставит проблему и решает её в духе ламаркизма: «биологически важная перемена в условиях существования (среде) данного вида животных является стимулом к изменению его организации; характер же изменения среды и количественное и качественное соотношение между изменением среды и строением и функциями изменяющегося организма определяют направление, в котором пойдёт эволюция изменяющегося вида в данную эпоху» (Северцов 1967, с. 131). При такой постановке проблемы очень большое значение приобретает организация животного, точнее соотношение между изменением среды и изменением организации. Организация рассматривалась А.Н.Северцовым в качестве «фактора, определяющего *направление* последующей эволюции животных» (Северцов 1967, с. 133). Таким образом, несмотря на декларируемый А.Н.Северцовым неodarвинизм, это утверждение следует интерпретировать как номогенетическое. В работе «Историческое направление в зоологии» (1927) А.Н.Северцов ввёл следующие термины для филогенетических изменений: *анаболия* – эволюция путём надставки конечной стадии и *архаллаксис* – эволюция путём изменения начальных стадий эмбрионального развития (Северцов 1945).

В работе «О соотношениях между онтогенезом и филогенезом у животных» (1927) А.Н.Северцов изменил терминологию; он стал писать не об *органах*, а о *признаках*. Также признаки он разделил на две группы: 1) *изменяющиеся признаки*, то есть признаки, изменяющиеся в развитии так, что они у взрослых выглядят иначе, чем у эмбрионов или личинок; 2) *константные признаки*, то есть признаки, мало или совсем не изменяющиеся в развитии. Эти нововведения позволили А.Н.Северцову переформулировать закон К.М.Бэра следующим образом: «последовательность появления признаков взрослого животного в онтогенезе соответствует последовательности появления этих признаков в филогенезе предков данного животного» (Северцов 1945, с. 432).

Переформулировке подвергся и биогенетический закон: «Закон же рекапитуляции показывает, в какой последовательности образуются анцестральные признаки, т.е. *признаки, некогда существовавшие у взрослых предков, но заменённые у ныне живущих форм другими признаками*» (Северцов 1945, с. 432).

Вполне очевидно, что данный конкретный орган существует как у предков, так и у потомков, но какие-то его свойства (признаки) могут измениться. Например, короткая челюсть предков может стать длинной у потомков. Хотя челюсть как орган существует как у предков, так и у потомков, но смена терминологии позволяет утверждать, что один признак предков (короткая челюсть) у потомков сменился другим признаком (длинная челюсть).

С помощью новой терминологии А.Н.Северцов объяснил закон Бэра посредством биогенетического закона. Согласно этому объяснению, признаки высших систематических групп представляют собой константные признаки, рано закладывающиеся в онтогенезе. В биологическом отношении эти признаки являются ароморфозами, то есть филогенетическими изменениями, полезными в самых разных условиях жизни животных. Признаки низших систематических групп – это признаки, происходящие по типу анаболии в процессе дивергентной эволюции и которые, вследствие этого, закладываются в онтогенезе поздно.

В случае архаллакисов, по мнению А.Н.Северцова, соотношение между рангом признака и временем его закладки противоположное, то есть признаки, характеризующие подтаксоны, закладываются в онтогенезе раньше, чем признаки, характеризующие надтаксоны*.

В статье «Дегенерация органов и субституция» (1930) А.Н.Северцов ввёл ещё один тип эмбрионального изменения, так что в зависимости от стадии онтогенеза происходят 1) *анаболия* – надставка конечной стадии, 2) *абберация*[†] – изменение эмбрионального развития на средних стадиях, 3) *архаллакис* – изменение зачатков органов на ранних стадиях (Северцов 1945, с. 352).

В статье «Этюды по редукции органов позвоночных животных» (1931) А.Н.Северцов подтвердил невозможность эволюции по дарвиновскому типу – путём суммирования незначительных вариаций, происходящих в разных направлениях, и подчеркнул значимость коррелятивных изменений: «*корреляции между различно филогенетически развивающимися органами (позвонки, рёбра, мускулы, отверстие клоаки, длина кишечника и т.д.) развиваются не постепенно и не в известной последовательности, но одновременно – путём координированных индивидуальных вариаций*» (Северцов 1945, с. 464).

Также он указал на важность крупных изменений: «исследование вариаций позвоночника у змееобразных ящериц показывает, что здесь эволюция протекала не так, что она исходила *не от мелких, но от количественно крупных вариаций*. Мы видели (табл. II), что типичный *хвостовой позвонок* может непосредственно превратиться в типично крестцовый позвонок со всеми присущими ему признаками, что крест-

* С современной точки зрения архаллакисы интерпретируют как гетерохронии.

† Позже он был заменён на другой термин – девиация (Северцов 1945, с. 495).

цовый позвонок может видоизмениться в типично поясничный позвонок, а поясничный, в свою очередь, в торакальный позвонок и т.д., словом, что один орган может, так сказать, *спонтанно* видоизмениться в другой, иначе построенный орган. Такие внезапные изменения обычно обозначаются термином «скачки», при этом считается принятым, что они встречаются чрезвычайно редко и не играют роли в эволюции форм. Мы видим, однако (табл. II), что при сегментальном преобразовании органов такие крупные скачкообразные вариации встречаются далеко не редко и образуют тот материал, над которым работает подбор и из которого происходит эволюция» (Северцов 1945, с. 464-465).

Конечно, в данном случае А.Н.Северцов попытался увязать несовместимые концепции: корреляции, «скачки» и отбор, но он не претендовал на причинное объяснение филогенетических изменений и пытался не выходить за рамки наблюдений. Однако такой подход отразился на логической стороне объяснения, что и показывают тексты А.Н.Северцова. Так, в приведённом выше данным им определении «общего закона» эволюции указывается на *медленность* и *постепенность* изменений. Очевидно «скачки» с этим определением никак не согласуются*.

В статье «Модусы филэмбриогенеза» (1935) А.Н.Северцов описал свои последние представления о филэмбриогенезе, в которых сильно увеличилось количество способов (модусов) изменения развития. К модусам филэмбриогенеза были отнесены: «1. Неравномерное размножение клеток. 2. Переселение клеток. 3. Гистологическое изменение клеток (гистогенез). 4. Надставки конечных стадий онтогенетического развития (анаболия). 5. Девиация хода эмбрионального развития. 6. Изменение начальных стадий онтогенеза (архаллаксис). 7. Отрицательная анаболия – афанизия на поздних стадиях онтогенетического развития. 8. Отрицательная девиация – афанизия на средних стадиях онтогенетического развития. 9. Отрицательный архаллаксис – рудиментация. 10. Более ранние закладки органов. 11. Более поздние закладки органов. 12. Периодическое изменения хода онтогенеза» (Северцов 1945, с. 522-523). В классификационном отношении перечисленные модусы различаются по разным основаниям, что не позволяет соотносить между собой все модусы. Этот список представляет собой пример идеи, доведённой до абсурда.

В обобщающей монографии «Морфологические закономерности эволюции» (1939) изложены представления А.Н.Северцова в более или менее связном виде. По отношению к ранее высказанным идеям следует указать на некоторые новшества и изменения прежних представлений. Так, утверждая, что эволюция является адаптивным процессом, который

* Здесь можно увидеть диссонанс между натурфилософской установкой, требующей признавать медленность и постепенность изменений, и реальными наблюдениями, показывающими значимость быстрых (в течение одного поколения) и резких перестроек.

запускает изменение внешней среды или образа жизни, А.Н.Северцов допускал и другую причину изменения. В частности, «Мы имеем все основания предполагать, что удлинение тела (увеличение количества позвонков) и дегенерация конечностей имели место у гимнофионов ещё до того, как эти формы перешли к подземному образу жизни» (Северцов 1939, с. 261). Он предположил, что саламандроподобные предки гимнофион перешли к «извивающемуся, ползающему способу передвижения», однако какая причина заставила этих предков изменить способ передвижения, А.Н.Северцов так и не указал.

В качестве частного случая идиоадаптаций А.Н.Северцов выделил *специализации*, то есть приспособления «к узким, определённым и не варьирующим условиям среды» (Северцов 1939, с. 304).

Также в этой книге А.Н.Северцов ввёл термин, обозначающий филогенетические корреляции. Указав, что термин *корреляция* впервые был введён Ж.Кювье, который под корреляцией органов понимал их постоянное сосуществование у тех или иных форм, А.Н.Северцов заметил, что это понятие последующими исследователями (Л.Плате, С.Бехер, Б.Дюркен, Б.А.Домбровский) было расчленено по разным теоретическим основаниям на несколько понятий, но которые было трудно применять на практике. Поэтому он предложил для термина *корреляция* оставить то значение, с которым его ввёл Ж.Кювье, а для филогенетических корреляций предложил термин *координация*. Среди последних он различал морфофизиологические и топографические координации. В случае морфофизиологической координации «*функция одного органа необходима для функционирования другого* или других органов; в этих случаях мы можем говорить о *морфофизиологической цепи координаций*» (Северцов 1939, с. 430). В случае топографических координаций (филогенетических корреляций) органы связаны между собой не функционально, а лишь местом расположения.

По мнению А.Н.Северцова, в филогенезе координации изменяются следующим образом. В случае только ослабления или усиления анцестральной функции эктосоматического органа морфофизиологические координации у потомков сохраняются, но происходит ослабление или усиление функций эндосоматических органов, функционально связанных с данным эктосоматическим органом. В случае качественного изменения функции эктосоматического органа у потомков координации также изменяются качественно, причём возможно 1) изменение местоположения частей, 2) возникновение новых отношений между элементами координационной цепи, 3) выпадение элементов координационной цепи с заменой их функции. В случае топографических координаций они образуются (или изменяются) с помощью гетерохроний.

Касательно теории филэмбриогенеза А.Н.Северцов предположил, что «При развитии способом надставки конечных стадий эволюция органа

начинается с той стадии, на которой основные черты строения взрослого животного уже вполне определились, при девиации – с той стадии, когда значительное число частей состоит ещё из относительно индифферентной эмбриональной ткани; при архаллаксии зачатки органов образуются из совершенно индифферентной эмбриональной ткани» (Северцов 1939, с. 532). Из этого основания он вывел следствия. Так, эволюция путём анаболии должна быть очень медленной, так как при этом изменяется хорошо сформированный орган. Также А.Н.Северцов считал, что такой тип эволюции осуществляется в медленно и постепенно меняющихся условиях существования.

В случае архаллаксиса, как полагал А.Н.Северцов, происходят скачкообразные изменения (сальтации), приводящие к образованию органов, отсутствовавших у предков, или к радикальной перестройке существующих органов. В случае девиации, по его мнению, скорость эволюции носит промежуточный характер между анаболией и архаллаксисом.

Анализ филогении многоклеточных животных, ведущей к позвоночным, привёл А.Н.Северцова к выводу, что первичным типом эволюции была анаболия, которая привела к формированию онтогенеза. Архаллаксис появился у колониальных животных на стадии дифференциации половых и соматических клеток. С помощью этого способа эволюции изменяется тип строения без удлинения онтогенеза.

В заключение следует также указать на скрытый (неосознаваемый, в силу неверных представлений о теории Ламарка) ламаркизм А.Н.Северцова. Так, он прямо утверждал, что «биологически важная перемена в условиях существования (среде) данного вида животных является стимулом к изменению его организации» (Северцов 1939, с. 338). Согласно его же собственному пониманию дарвинизма, эволюция осуществляется следующим образом: «У всех современных животных и растений существуют индивидуальные наследственные вариации, которые биологически являются полезными, индифферентными или вредными для их обладателей. При переменах условий существования, т.е. при усилении интенсивности борьбы за существование, животные, обладающие полезными вариациями, выживают в изменённых условиях, т.е. организация потомков новой формы путём накопления этих полезных вариаций изменяется в направлении большей приспособленности к новым условиям» (Северцов 1939, с. 71-72). Вполне очевидно, что согласно дарвинистской схеме эволюции изменчивость представляет собой исходный материал, с которым работает естественный отбор, сохраняя полезные варианты. Для дарвиновской трактовки эволюции изменение условий существования необязательно, поскольку отбор работает постоянно. Как полагал Северцов, изменение среды стимулирует изменение организации, то есть морфологическое изменение вторично – оно есть ответ на изменение среды. Такой ход эволюции и постулировался Ламарком.

Как можно понять из анализа представлений А.Н.Северцова, он придерживался двойственной позиции: признавал, что как филогенез может изменять онтогенез (тип эволюции путём анаболии), так и изменение онтогенеза может быть причиной филогенеза (тип эволюции путём архаллаксиса). С диалектической позиции такой подход способен объяснить любые различия в сравниваемых онтогенезах. Однако вполне очевидно, что в контексте концепции филэмбриогенеза причинное объяснение результатов сравнения конкретных онтогенезов может быть дано как с одной, так и с другой точки зрения, так что достижение однозначной причинной трактовки невозможно в таких случаях.

Из учеников А.Н.Северцова в области филэмбриологии определённые достижения были у Б.С.Матвеева, который предложил симметричную классификацию модусов филэмбриогенеза. Так, три модуса: *анаболия* – надставка конечной стадии, *девиация* – отклонение развития на средних стадиях онтогенеза, *архаллаксис* – отклонение развития на ранних стадиях онтогенеза отражают прогрессивные изменения в эволюции органов. Другие три модуса: *аббревиация* (отрицательная анаболия) – выпадение конечных стадий развития, *акселерация* (отрицательная девиация) – выпадение средних стадий развития, *отрицательный архаллаксис* – выпадение начальных стадий развития отражают сокращение стадий онтогенеза (Матвеев 1933).

Представления А.Н.Северцова были поддержаны некоторыми учёными (Тахтаджян 1954). Но они также и критиковались с разных позиций (Лебёдкин 1932; Крыжановский 1939; Короткова 1979; Шишкин 1988; Терёхин 1991).

Последователем А.Н.Северцова в определённой мере следует признать А.Л.Тахтаджяна, который внёс изменения в понятийный аппарат теории филэмбриогенеза. Согласно его версии, имеются следующие модусы филэмбриогенеза: *пролонгация* (удлинение стадий): терминальная, включающая удлинение конечных стадий развития или их надставку (анаболия), медиальная (интеркаляция), включающая удлинение или вставку на средних стадиях, базальная, включающая удлинение начальных стадий; *аббревиация* – выпадение стадий: поздних, промежуточных или ранних; *девиация* – отклонение хода онтогенеза на поздних, промежуточных или ранних стадиях. В отдельный модус он выделил тотальную девиацию (архаллаксис) – резкое изменение зачатка (Тахтаджян 1964). В контексте своей концепции А.Л.Тахтаджян интерпретировал *неотению* как сочетание девиации с терминальной аббревиацией. Синонимами неотении, хотя семантически не вполне однозначными, по его мнению, являются педогенез, фетализация, педоморфоз, ювенилизация, гипоморфоз, брадигенез.

Идеи А.Н.Северцова не оказали почти никакого влияния на зарубежных исследователей, несмотря на то, что главные его труды были

опубликованы и на немецком языке (Levit *et al.* 2004). В Германии была сильна традиция типологии и «идеалистической морфологии». Учёные, придерживавшиеся этой традиции, своеобразно толковали связь между онто- и филогенезом.

В англоязычных научных сообществах, в отличие от российских исследователей, которые пытались описывать изменение онтогенеза в целом, придерживались редукционного подхода, то есть описывали изменение отдельных органов, главным образом, в терминах гетерохронии и скорости развития. Так, Г. де Бир предложил следующие способы изменения онтогенеза: *ценогенез* – изменение ранних стадий онтогенеза, не оказывающее влияние на конечные стадии; *девиация* – изменение любой стадии онтогенеза, вызывающее замещение (субституцию) конечных стадий; *педогенез (неотения)* – замедленное развитие соматических органов по сравнению с репродуктивными органами; *редукция* – выпадение конечных стадий онтогенеза; *изменение взрослой стадии (adult variation)*, результатом которой является индивидуальная и внутривидовая изменчивость; *ретардация* – замедленное развитие конечной стадии; *гиперморфоз* – продолжительное развитие отдельных органов; *акселерация* – сдвиг взрослой стадии на более ранние фазы онтогенеза (Beer 1940). Он подчёркивал, что филогенез, понимаемый как серия взрослых форм, никак не влияет на изменение онтогенеза. Эволюция есть результат приобретения новшеств и формирования новых состояний путём изменения скоростей роста различных органов.

Рассматривая соотношение в развитии соматических и репродуктивных органов на основе идей Г. де Бира, С.Гулд предложил следующую классификацию способов изменения онтогенеза: *акселерация* – ускоренное развитие соматических органов при прежних сроках созревания репродуктивных органов; *педоморфоз (прогенез)* – ускоренное развитие репродуктивных органов при прежней скорости развития соматических органов; *неотения* – замедленное развитие соматических органов при прежних сроках созревания репродуктивных органов; *гиперморфоз* – замедленное развитие репродуктивных органов при прежней скорости развития соматических органов (Gould 1977).

Он предложил «модель часов» для определения способов изменения онтогенеза, учитывающую изменение размера и формы с возрастом. В этом контексте получились следующие способы изменения онтогенеза: *педоморфоз путём прогенеза* – ускорение созревания по отношению к соматическому развитию; *педоморфоз путём неотении* – замедление развития формы по отношению к стадии онтогенеза; *рекапитуляция путём гиперморфоза* – замедление созревания по отношению к соматическому развитию; *рекапитуляция путём акселерации* – ускорение развития формы по отношению к стадии онтогенеза (Gould 1977).

Добавление к модели С.Гулда таких параметров, как специфическое

включение законов роста и событий дифференциации, позволило усложнить схему: *пропорциональный гигантизм*, филогенетическим результатом которого является рекапитуляция; *пропорциональная карликовость*, филогенетически выражающаяся в отрицательной рекапитуляции (reverse recapitulation); *акселерация* и *гиперморфоз*, морфологически выражающиеся в пераморфозе, а филогенетически – в рекапитуляции; *неотения* и *прогенез*, морфологически выражающиеся в пedomорфозе, а филогенетически – в отрицательной рекапитуляции; *смещение* закладок на более позднюю или раннюю стадию (Alberch *et al.* 1979; McNamara 1986; McKinney, McNamara 1991).

Изменение онтогенеза в терминах гетерохронии описывали и российские исследователи. Однако сначала были критические высказывания. Так, указывалось, что изменение времени закладки органов (гетерохрония) не сказывается на дефинитивном строении индивидов. Точно так же и изменение дефинитивного органа не связано с изменением сроков его закладки. Судьба дефинитивного органа зависит лишь от темпа его развития (Емельянов 1966).

Представление, что изменение онтогенеза обуславливает филогенез (эволюцию), связано с рядом других эволюционных концепций. В первую очередь следует указать на мутационные теории эволюции, согласно которым изменения наследственного материала обуславливают появление новых признаков или резкое изменение старых. Среди мутационных концепций следует отметить такие, в которых говорится о резких изменениях формы типа архаллаксиса. Это теория гетерогенного размножения (Kölliker 1864; Кёлликер 1864) и теория гетерогенезиса (Коржинский 1899а,б).

К идеям Жоффруа Сент-Илера восходят тератологические концепции эволюции. Так, В.М.Шимкевич рассматривал резкие отклонения от нормального строения как уродства. Он указывал на разнообразие таких отклонений, многие из которых оказывались вполне жизнеспособными. Признавая себя дарвинистом, он допускал, что возникновение новых форм возможно не только путём постепенных изменений, но и путём резких внезапных уклонений (Шимкевич 1909 – цит. по: Шимкевич 2012). Указывалось, что у растений аномалии встречаются довольно часто и они важны при образовании новых форм и видов (Фёдоров 1958). Тератологическую концепцию эволюционных изменений разрабатывал Э.Гийено (Назаров 2005).

Развитие мутационных представлений привело к идее двух типов мутаций: микромутаций (генных, точковых мутаций) и системных мутаций. По мнению Р.Гольдшмидта, первые изменяют отдельные участки хромосом и обуславливают эволюцию в рамках вида (микроэволюцию), причём микроэволюция, происходящая путём накопления микромутаций, направлена на адаптацию вида к конкретным условиям, а её ре-

зультатом являются разные формы (расы, подвиды) в рамках вида, которые, однако, не являются зарождающимися видами (Goldschmidt 1960).

Системные мутации изменяют внутреннюю структуру хромосом, что приводит к принципиальному изменению физиологической реакционной системы. Это изменение выражается в новом фенотипе и, соответственно, в новом виде (Goldschmidt 1960).

По мнению Р.Гольдшмидта, некоторые системные мутации, которые в морфофизиологическом выражении отличаются от «типичных» индивидов, могут выжить в подходящих условиях. На этом основании он создал концепцию «многообещающих уродов» (*hopeful monsters*), согласно которой именно такие мутанты и дают начало новым видам, а также таксонам более высоких рангов. Таким образом, макроэволюция осуществляется путём единичных больших скачков (Goldschmidt 1960).

Термин «онтомутация» был предложен А.Дальком для обозначения резких трансформаций, происходящих в цитоплазме яйцеклетки, изменяющих морфогенез и выражающихся в изменении плана строения (Назаров 2005). В концепции типострофизма О.Шиндевольфа большое значение придавалось *макромутациям*, вызывающим крупное и гармоничное изменение функциональной и структурной системы организма. Макромутации в фазе типогенеза образуют спектр новых типов организации (Schindewolf 1964).

Мутационные теории не ограничиваются приведёнными примерами. Также они комбинируются с разными сальтационистскими и катастрофистскими теориями (Колчинский 2002; Назаров 2005).

В эволюционной биологии развития (*evo-devo*), бурно развивающейся в настоящее время, одной из главных задач считается выявление молекулярных механизмов формирования структур в онтогенезе, то есть признаётся, что преобразования онтогенеза являются причиной филогенеза.

В целом эта версия соотношения онтогенеза и филогенеза основана на признании внутренних причин изменения онтогенеза. Если на ранних этапах развития концепции поиск таких причин не признавался важным моментом, а внимание обращалось на описание изменений онтогенеза, то впоследствии в качестве таких причин указывались мутации. Соответственно, в причинном отношении развитие этой версии привело к представлениям о том, что главную роль играют гены и их функциональные продукты, формирующие морфологические структуры (Озернюк 2010). Также в контексте этой версии стадии онтогенеза делятся на дофункциональные и функциональные.

Отсутствие точных соотношений между онтогенезом и филогенезом

Идея независимости онтогенеза и филогенеза на первый взгляд представляется невозможной, поскольку даже в самых общих чертах

можно провести параллель между онтогенезом и рядом взрослых форм. Однако согласно воззрениям многих исследователей изменение какой-либо стадии онтогенеза в той или иной степени затрагивает и другие стадии онтогенеза, так что при сравнении онтогенезов невозможно установить происхождение конкретного онтогенеза. Таким образом, речь идёт не столько о независимости онтогенеза и филогенеза, сколько о невозможности установления между ними точных соотношений. В этом контексте возможны высказывания различной степени строгости.

Из учёных, придерживавшихся «идеалистической морфологии» (Breidbach 2003), следует сказать о представлениях А.Нэфа, который основывался на идеях И.В.Гёте (Levit *et al.* 2015). Одно из понятий идеалистической морфологии – это понятие *типа*. В представлении А.Нэфа тип – это абстрактная конструкция, обеспечивающая стандарт измерения, при сравнении с которым оцениваются реальные формы. Понятие типа он пояснил на примере кристалла. Идеальная форма реализуется очень редко в кристаллах, и конкретные кристаллы в той или иной степени приближаются к этой идеальной форме (Naef 1919, S. 14). Таким образом, поскольку каждый конкретный экземпляр есть воплощение типа, то при сравнении тех или иных параметров конкретных экземпляров с типовыми характеристиками можно упорядочить изменчивость.

Однако А.Нэф придерживался не статической, а динамической концепции типа, поскольку считал, что, используя первую концепцию, невозможно выявить многообразие форм отдельных групп, а также невозможно разобраться с систематическими взаимоотношениями видов, не принимая во внимание филогению. Собственно, его идея основана на параллелизме двух рядов: непрерывный морфологический ряд, представляющий метаморфозы типа, связанные идеальными отношениями, и ряд морфологических преобразований, связанных генеалогическими отношениями (Rieppel 2012).

Концепция типа, в том числе, должна соотноситься с законами онтогенеза, поскольку морфологические структуры образуют временные последовательности как в онтогенезе, так и в филогенезе. Согласно данным сравнительной эмбриологии, ранние соответствующие стадии онтогенеза более сходны между собой, чем поздние стадии. Однако животные, взрослая стадия которых соответствовала бы ранним стадиям современных животных, в большинстве своём, вымерли. О некоторых таких формах мы, скорее всего, никогда не получим прямого знания, но мы их можем реконструировать на основе наших знаний об эмбриологии животных (Rieppel *et al.* 2013).

Как полагал А.Нэф, развитие многоклеточного индивида можно представить как частный, периодически повторяющийся циклы зародышевой линии случай формирования дефинитивной формы. С этой точки зрения каждый онтогенез повторяет предыдущий, но точность этого по-

втора уменьшается с их количеством (филогенетическим расстоянием). Поэтому появление новых форм представляет собой чрезвычайно медленный процесс, за исключением внезапных изменений, являющихся результатом торможения развития (неотения). Исходя из этих соображений, А.Нэф сформулировал «закон терминальной модификации»: «Стадии морфогенеза более консервативны в рекапитуляции первоначального развития, чем они ближе к началу, и тем прогрессивнее, чем они находятся ближе к концу» (Naef 1917, S. 57).

По признанию А.Нэфа, этот закон не поддаётся прямой проверке, только косвенной. Также, согласно этому закону, предшествующая стадия более примитивна, чем последующая.

Если сравнить представления А.Нэфа с мейнстримными идеями, то в контексте последних представлений различия в сопоставляемых онтогенезах объясняются тем, что изменения в геноме проявляются начиная с определённой стадии онтогенеза. Соответственно, предшествующие стадии в сопоставляемых онтогенезах одинаковы, а последующие различающиеся стадии имеют одинаковый «возраст». Тогда как в контексте представлений А.Нэфа, начиная со стадии расхождения каждая последующая стадия «старше» предшествующей.

Здесь следует сказать о представлениях С.Г.Крыжановского, который критиковал биогенетический закон, а также идеи А.Н.Северцова, но сам о характере соотношения онтогенеза и филогенеза не высказался определённо. Собственно, он считал, что онтогенез может изменяться (появляться новое) на любой стадии, а старые стадии могут исчезать бесследно. Поэтому «развитие организмов представляет из себя в историческом отношении гетерогенную совокупность стадий» (Крыжановский 1939, с. 295).

На этом основании он критиковал представления о биогенетическом законе. Так, по утверждению С.Г.Крыжановского, ценогенезы в том смысле, в котором их ввёл Э.Геккель, не существуют. Это понятие основывается на трёх ошибках. Во-первых, Э.Геккель смешал два независимых принципа: исторический и функциональный. Во-вторых, Геккель «хотел общее понятие подчинить частному, что логически невозможно, т.е. он хотел свойства всего онтогенеза в целом подчинить свойствам одной не вполне определённой стадии этого онтогенеза, называемой взрослым организмом» (Крыжановский 1939, с. 327). В-третьих, ценогенезы интерпретированы Геккелем как искажение филогенеза потому, что они не связаны со взрослыми стадиями, то есть морфогенез таких органов сопоставляется с морфогенезом других органов, тогда как в случае палингенеза сопоставляются разные морфогенезы одного и того же органа.

По мнению С.Г.Крыжановского, рекапитуляцией называют определённый порядок формирования органов в онтогенезе. В этом случае смешивают два разных понятия: *порядок* (последовательность) форми-

рования органов и *повторение* предковых состояний. В действительности принцип рекапитуляции имеет эмпирический характер. Эволюция есть следствие рекапитуляции, и она выражается в возникновении новых рекапитуляций и утрате старых. С этой точки зрения онтогенез представляет собой *«исторически гетерогенную совокупность рекапитуляций»*. Поэтому задачей исторического исследования является установление возраста *всех* рекапитуляций, которое позволило бы узнавать старые рекапитуляции среди новых» (Крыжановский 1939, с. 332).

Как полагал С.Г.Крыжановский, новые фазы рекапитуляции могут формироваться на любой стадии онтогенеза, при этом сокращаются или в той или иной мере вытесняются старые фазы, однако общая сумма фаз остаётся постоянной. С этой точки зрения надставки не существуют, так как «Представление об этом “модусе” возникло исключительно благодаря ошибочному противопоставлению онтогенеза взрослому состоянию и благодаря тому, что не принималась и не принимается до сих пор во внимание длительность существования фаз, а онтогенез рассматривается как механическая совокупность фаз, которые можно суммировать и вычитать подобно арифметическим единицам» (Крыжановский 1939, с. 360). Организм, говоря другими словами, есть *морфопроцесс*, поэтому «всякое наследственное изменение организма всегда сопровождается изменением всех моментов его существования, начиная от яйцеклетки и кончая взрослым состоянием» (Крыжановский 1950, с. 395). Тем более, *«при видообразовании всегда изменяется весь процесс развития, и поэтому всякий вид всегда отличается от породившего его старого или любого другого вида не только во взрослом состоянии, а на всех стадиях развития, начиная от неразвитой яйцеклетки, заложенной в материнском организме»* (Крыжановский 1950, с. 396).

На этом основании С.Г.Крыжановский стал отрицать биогенетический закон: «Так как новое и древнее пронизывает весь развивающийся организм во все моменты его жизни, действительно существуя только в единстве, а не разрозненно в разных органах и на разных стадиях, и так как видообразование есть качественное изменение всего процесса развития, а не прибавление нового к концу старого, то индивидуальное развитие организма не может быть повторением его истории, или, иначе говоря, онтогенеза не может быть повторением филогении» (Крыжановский 1950, с. 398). Поскольку развивающийся организм на всех стадиях развития представляет собой единство формы и функции, то признаки эмбрионов, которые интерпретируют как воспроизводящие предковое состояние, на самом деле несут определённую функцию, обеспечивающую потребности зародыша, и они могут формироваться разными способами. На разных этапах развития органы могут нести разные функции. Таким образом, онтогенез есть функциональный процесс на любом своём этапе: «функциональное состояние органов не возникает из до-

функционального состояния и индивидуальное развитие *не складывается из дофункционального и функционального периодов*» (Крыжановский 1950, с. 404).

Также следует сказать, что С.Г.Крыжановский интерпретировал дарвинизм как метафизическую концепцию, в которой развитие организма трактуется как процесс сборки механизма из частей. Собственно, такая трактовка основывается на представлении особи как состоящей из частей (органов), впервые в поэтической форме выраженной Эмпедоклом. Дарвиновская концепция пангенезиса и формальная генетика исходят из этого же представления – из концепции мозаичности особи. Именно на уподоблении особи механизму основывается противопоставление взрослого состояния предшествующим стадиям: «будто только взрослое существо есть целый организм, а то, что ему предшествует, – это всего лишь множество внешних организму существований, т.е. нечто совершенно иное, только создающее целый, т.е. взрослый, организм. Ведь и механизм становится целым, когда к нему привинчивается последняя гайка, и потому как целое он – нечто совершенно иное, чем процесс сборки его из частей и чем сами эти части» (Крыжановский 1950, с. 405).

Собственно, дарвинизм в качестве движущего начала развития принимает противоречия между частями особи, которые в наиболее выраженной форме интерпретируют как борьбу частей. В таком случае дарвинизм не учитывает единство организма и среды и является эндогенетической концепцией. Более того, «Принимая за движущее начало развития внешние противоречия между частями, органами, мужским и женским началами внутри организма, эта теория необходимо приводит к представлению, будто противоречия максимально обострены в начале развития, тотчас после оплодотворения, будто по мере развития они неизменно убывают, и будто организм умирает потому, что в нём не остаётся противоречий. Таким образом, максимальное обострение и напряжение противоречий эта теория рассматривает как выражение максимального блага и жизненности системы, устранение противоречий – как ослабление системы и приближение к гибели» (Крыжановский 1950, с. 406).

Противопоставление взрослой стадии предшествующим и отрицание функционирования органов на предшествующих стадиях позволяет сделать вывод, что «согласно этой теории, взрослый приспособленный организм есть результат неприспособленного, независимого от среды процесса, иначе говоря – он есть результат *предваряющего приспособление преадаптивного автогенетического процесса*.

Видообразование, согласно этой теории, происходит потому, что в конце эмбрионального развития (реже в середине и ещё реже в начале) случайно появляются новые, не зависящие от среды неприспособленные зачатки или признаки, которые, развиваясь неприспособленно,

случайно, становятся приспособленными органами или признаками взрослого организма. Только эти новые, возникающие случайно, развивающиеся неприспособленно и независимо от среды органы, превращающиеся беспричинно в приспособленные органы взрослых животных, так называемые филэмбриогенезы, творят новые виды и создают филогенез (ценогенезы, как сказано, будучи новообразованиями и приспособлениями эмбрионов, развиваются в единстве со средой и потому не переходят во взрослое состояние и не создают филогенеза, портят его)» (Крыжановский 1950, с. 410).

Представления С.Г.Крыжановского были подвергнуты критике. Указывалось, что его критика направлена не на сам закон, а на формы его проявления, которые многообразны. Указывалось на непоследовательность и логические нестыковки. Представления С.Г.Крыжановского, что онтогенез является целостным процессом и он не может быть объективно разделён на стадии, были квалифицированы как неверные (Шахназаров 1951). Однако представления С.Г.Крыжановского о рекапитуляции были оценены некорректно. Так, он утверждал, что «Принцип рекапитуляции – это очевидный эмпирический принцип, не подчинённый теории эволюции и не подлежащий дедукции из неё» (Крыжановский 1939, с. 331). В противовес С.Г.Крыжановскому Г.М.Шахназаров (1951, с. 54) полагал, что «теоретическая основа для явлений рекапитуляции существует и покоится на устойчивой системе консервативной наследственности». Так как представление об устойчивости мыслимо лишь по отношению к изменчивости, которая «уже эволюция в полном смысле этого слова. И это значит, что принцип рекапитуляции мыслим и возможен только в связи с эволюцией. Он разыгрывается на основе эволюции и лишается всякого смысла без неё. Поэтому принцип рекапитуляции может быть дедуцирован из неё» (Шахназаров 1951, с. 54).

Это утверждение Г.М.Шахназарова некорректно. Во-первых, изменчивость не представляет собой эволюции. Например, она может быть мыслима как несовершенное воплощение типа. Во-вторых, рекапитуляция – это повторение, а оно может быть связано не только с наследственностью, но и, например, с осуществлением типовых характеристик. Таким образом, если рассматривать это явление в широком теоретическом контексте, то, действительно, его связь с наследственностью и эволюцией совершенно не обязательна, и тогда рекапитуляция – это эмпирическое явление.

Редакция журнала «Успехи современной биологии» обвинила Крыжановского в том, что он не видит «разницу между дарвинизмом, который он называет метафизическим, т.е. неodarвинизмом Вейсмана, Моргана и Шмальгаузена, и советским творческим дарвинизмом, развитым И.В.Мичуриным и Т.Д.Лысенко» (За перестройку эмбриологии 1951, с. 3). Ему в вину поставили огульное отрицание всех прежних достиже-

ний эмбриологии и стремление создать теоретические основы эмбриологии на голом месте, заново. О перестройках онтогенеза начиная с конечных стадий писал И.И.Шмальгаузен, но одновременно он признавал и филэмбриогенезы А.Н.Северцова (Поздняков 2022), то есть придерживался амбивалентной позиции.

В некоторой степени в пользу рассмотренной версии соотношения между онтогенезом и филогенезом свидетельствуют молекулярные данные. Например, личинка многоножек имеет шесть ног. На этом основании была построена версия, что насекомые происходят путём пedomорфоза от многоножек (Beer 1940). Однако молекулярные данные говорят в пользу близости насекомых к ракообразным (Nielsen 2012), то есть на основании сравнения онтогенезов невозможно надёжно реконструировать филогенез.

Заключение

Итак, версия параллелизма онтогенеза и филогенеза, исторически являющаяся развитием представлений о параллелизме онтогенеза и «лестницы природы», эпистемологически является исходной для всех версий соотношения между онтогенезом и филогенезом. Так, представления Э.Геккеля прямо основываются на параллелизме онтогенеза и филогенеза. Любое сравнение онтогенеза и филогенеза явно или неявно основывается на признании их параллелизма, и лишь в редких случаях – на его отрицании.

Надо сказать, что эволюционные версии параллелизма, прямо основывающиеся на признании какого-либо фактора, одинакового для процессов, происходящих на разных структурных уровнях (Белоголовый 1911; Шульц 1913; Берг 1922; Соболев 1924), разнообразны и не могут быть сведены к какой-либо общей концепции.

Биогенетический закон, основанный на придании конечной (взрослой) стадии особого значения и противопоставлении её предшествующим стадиям, а также часто основанный на признании функциональности только конечной стадии, явно соотносится с ламаркизмом. Логически строго эта версия соотношения между онтогенезом и филогенезом дана в представлениях Е.Риньяно.

Представления И.И.Ёжикова основываются на концепции мозаичности особей и независимости отдельных морфогенезов. Они не вписываются в рамки ламаркизма, в основе которого лежит концепция целостности организма.

Альтернативная версия, основанная на первичности изменений онтогенеза, соотносится с неodarвинизмом и многими сальтационными теориями эволюции. В контексте этой версии, по сути, отрицается реальность филогенетических групп, то есть они интерпретируются как эпифеномен. По современным мейнстримным представлениям все измене-

ния начинаются в геноме, только они выражаются на разных стадиях онтогенеза.

Последняя версия соотношения онтогенеза и филогенеза получила определённое развитие в эпигенетической теории эволюции, разрабатываемой М.А.Шишкиным (1988) и его последователями.

Л и т е р а т у р а

- Аршавский И.А. 1982. *Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития*. М.: 1-270.
- Белоголовый Ю.А. 1911. Сегментальное положение границы черепа у Sauropsida. Опыт анализа сравнительного метода в морфологии // *Учён. зап. Моск. ун-та* **28**: 1-239.
- Берг Л.С. 1922. *Номогенез, или эволюция на основе закономерностей*. П.: 1-306.
- Берг Л.С. 1977. *Труды по теории эволюции*. Л.: 1-387.
- Бэр К.М. 1950. *История развития животных*. М., Л., 1: 1-466.
- Воробьёва Э.И., Назаров В.И. 1988. Явление филогенетического опережения // *Современные проблемы эволюционной морфологии*. М.: 74-91.
- Геккель Э. 1940. Теория гастрей // Мюллер Ф., Геккель Э. *Основной биогенетический закон*. М.; Л.: 187-262.
- Гертвиг О. 1910. *Развитие и наследственность: Основные и спорные вопросы биологии*. СПб.: 1-155.
- Ёжиков И.И. 1933. К теории рекапитуляции // *Зоол. журн.* **12**, 4: 57-76.
- Ёжиков И.И. 1939. Соотношение онтогенеза и филогенеза // *Успехи соврем. биол.* **11**, 2: 217-240.
- Емельянов С.В. 1966. Темп индивидуального развития животных и его роль в эволюции // *Зоол. журн.* **45**, 3: 321-333.
- Жоффруа Сент-Илер Э. 1970. *Избранные труды*. М.: 1-706.
- За перестройку эмбриологии. 1951 // *Успехи соврем. биол.* **31**, 1 (4): 1-17.
- Иванов А.Н. 1945. К вопросу о так называемой профетической фазе в эволюции Cosmoceratidae // *Бюл. МОИП. Отд. геол.* **20**, 1/2: 11-32.
- Каммерер П. 1927. *Загадка наследственности*. М.; Л.: 1-236.
- Канаев И.И. 1974. *Карл Фридрих Кильмейер (1765–1844)*. Л.: 1-67.
- Кёлликер А. 1864. Ещё сомнения в теории Дарвина // *Отечественные записки* 9/10: 933-948.
- Козо-Полянский Б.М. 1937. *Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения*. Воронеж: 1-256.
- Колчинский Э.И. 2002. *Неокатастрофизм и селекционизм: Вечная дилемма или возможность синтеза?* СПб.: 1-554.
- Коржинский С.И. 1899а. Гетерогенезис и эволюция (Предварительное сообщение) // *Изв. Имп. Акад. наук.* **10**, 3: 255-268.
- Коржинский С.И. 1899б. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов // *Зап. Имп. Акад. наук.* **9**, 2: 1-94.
- Короткова Г.П. 1979. *Происхождение и эволюция онтогенеза*. Л.: 1-296.
- Крушинский Л.В. 1939. Зародышевое сходство в свете закономерностей индивидуального развития организма // *Успехи соврем. биол.* **11**, 2: 362-376.
- Крыжановский С.Г. 1939. Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития // *Памяти академика А.Н.Северцова*. М.; Л., 1: 281-382.
- Крыжановский С.Г. 1950. Теоретические основы эмбриологии // *Успехи соврем. биол.* **30**, 3 (6): 382-413.
- Лебёдкин С.И. 1932. Биогенетический закон и теория рекапитуляции // *За марксистско-ленинское естествознание* 3/4: 95-122.
- Матвеев Б.С. 1933. Достижения эволюционной морфологии за 15 лет // *Природа* 3/4: 103-113.

- Мирзоян Э.Н. 1974. *Развитие учения о рекапитуляции*. М.: 1-368.
- Мирзоян Э.Н. 2013. *Эволюция, эмбриология и генетика: Очерк истории проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза*. М.: 1-312.
- Мюллер Ф. 1932. *За Дарвина*. М.: 1-92.
- Назаров В.И. 2005. *Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели*. М.: 1-520.
- Озернюк Н.Д. 2010. Соотношение онтогенетических и эволюционных процессов в свете достижений современной генетики: роль дупликации генов // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2: 134-140.
- Поздняков А.А. 2022. *Эволюционная теория И.И.Шмальгаузена: От эволюции онтогенеза до биогеоэкологической регуляции эволюции в кибернетической трактовке*. М.: 1-210.
- Северцов А.Н. 1912. *Этюды по теории эволюции*. М.: 1-302.
- Северцов А.Н. 1939. *Морфологические закономерности эволюции*. М.; Л.: 1-610.
- Северцов А.Н. 1945. *Собрание сочинений*. М.; Л., 3: 1-530.
- Северцов А.Н. 1967. *Главные направления эволюционного процесса*. М.: 1-202.
- Соболев Д.Н. 1924. *Начала исторической биогенетики*. Симферополь: 1-203.
- Тахтаджян А.Л. 1954. *Вопросы эволюционной морфологии растений*. Л.: 1-214.
- Тахтаджян А.Л. 1964. *Основы эволюционной морфологии покрытосеменных*. М.; Л.: 1-236.
- Терёхин Э.С. 1991. *Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений*. СПб.: 1-68.
- Тихомирова А.Л. 1991. *Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых*. М.: 1-168.
- Фёдоров А.А. 1958. Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений // *Проблема вида в ботанике*. М.; Л., 1: 213-292.
- Филипченко Ю.А. 1977. *Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX века*. М.: 1-227.
- Холодковский Н.А. 1923. *Биологические очерки*. М.; П.: 1-355.
- Чайковский Ю.В. 2006. *Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции*. М.: 1-712.
- Шахназаров Г.М. 1951. О критике дарвинизма в работах С.Г.Крыжановского // *Успехи соврем. биол.* 32, 1 (4): 44-62.
- Шимкевич В.М. 2012. *Уродства и происхождение видов*. М.: 1-108.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // *Современная палеонтология*. М., 2: 142-169.
- Шульц Е.А. 1913. Организм, как творческий процесс // *Новые идеи в биологии*. СПб., 1: 128-139.
- Шульц Е.А. 1916. Организм, как творчество // *Вопросы теории и психологии творчества*. Харьков, 7: 109-190.
- Alberch P., Gould S.J., Oster G.F., Wake D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny // *Paleobiology* 5: 296-317.
- Beer G.R. 1940. *Embryos and ancestors*. Oxford: 1-108.
- Beurlen K. 1930. Vergleichende Stammesgeschichte. Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse // *Fortschritte der Geologie und Paläontologie* 8: 317-586.
- Bininda-Emonds O.R., Jeffery J.E., Richardson M.K. 2003. Inverting the hourglass: quantitative evidence against the phylotypic stage in vertebrate development // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270: 341-346.
- Breidbach O. 2003. Post-Haeckelian comparative biology – Adolf Naef's idealistic morphology // *Theory Biosci.* 122: 174-193.
- Dayrat B. 2003. The roots of phylogeny: how did Haeckel build his trees? // *Syst. Biol.* 52: 515-527.
- Emery C. 1896. Gedanken zur Descendens- und Vererbungstheorie. VIII. Homologie und Atavismus im Licht der Keimplasma-Theorie // *Biologisches Centralblatt* 16, 8: 344-352.
- Franz V. 1927. *Ontogenie und Phylogenie*. B.: 1-51.

- Galis F., Metz J.A. 2001. Testing the vulnerability of the phylotypic stage: on modularity and evolutionary conservation // *J. Exp. Zool. B. (Mol. Dev. Evol.)* **291**: 195-204.
- Garstang W. 1922. The theory of recapitulation: A critical re-statement of the biogenetic law // *J. Linn. Soc. L. Zool.* **35**: 81-101.
- Goldschmidt R. 1960. *The material basis of evolution*. New Jersey: 1-436.
- Gould S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: 1-501.
- Haeckel E. 1866a. *Generelle Morphologie der Organismen*. B., **1**: 1-574.
- Haeckel E. 1866b. *Generelle Morphologie der Organismen*. B., **2**: 1-462.
- Haeckel E. 1872. *Die Kalkschwämme*. B., **1**: 1-484.
- Hertwig O. 1906. Ueber die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Descendenztheorie. (Das biogenetische Grundgesetz, Palingenese und Cenogenese) // *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. Jena, **3**, 3: 149-180.
- His W. 1874. *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung*. Leipzig: 1-224.
- Hurst C.H. 1893. The recapitulation theory // *Natural science* **2**: 195-200, 364-369.
- Huxley J.S., Beer G.R. 1963. *The elements of experimental embryology*. N.Y.; L.: 1-514.
- Kiellmeyer C.F. 1793. *Ueber die Verhältnisse der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Geseze und Folgen dieser Verhältnisse*. Stuttgart: 1-46.
- Kölliker A. 1864. Ueber die Darwin'sche Schöpfungstheorie // *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* **14**: 174-186.
- Levit G.S., Höpfeld U., Olsson L. 2004. The integration of Darwinism and evolutionary morphology: Alexej Nikolajevich Sewertzoff (1866–1936) and the developmental basis of evolutionary change // *J. Exp. Zool. B. (Mol. Dev. Evol.)* **302**: 343-354.
- Levit G.S., Höpfeld U., Olsson L. 2015. Alexei Sewertzoff and Adolf Naef: revising Haeckel's biogenetic law // *HPLS* **36**: 357-370.
- Markoš A., Grygar F., Hajnal L., Kleisner K., Kratochvíl Z., Neubauer Z. 2009. *Life as its own designer: Darwin's origin and western thought*. Dordrecht: 1-214.
- McKinney M., McNamara K.J. 1991. *Heterochrony: the evolution of ontogeny*. N.Y.: 1-437.
- McNamara K.J. 1986. A guide to the nomenclature of heterochrony // *J. Paleontol.* **60**: 4-13.
- Meckel J.F. 1821. *System der vergleichenden Anatomie*. Halle, **1**, 1-474.
- Mehnert E. 1898. *Biomechanik erschlossen aus dem Principe der Organogenese*. Jena: 1-176.
- Naef A. 1917. *Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte*. Jena: 1-77.
- Naef A. 1919. *Idealistische Morphologie und Phylogenetik*. Jena: 1-77.
- Nielsen C. 2012. *Animal evolution*. Oxford: 1-402.
- Osborn G.F. 1917. *The origin and evolution of life*. N.Y.: 1-322.
- Raff R.A. 1996. *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form*. Chicago: 1-520.
- Richardson M.K., Hanken J., Gooneratne M.L., Pieau C., Raynaud A., Selwood L., Wright G.M. 1997. There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development // *Anat. Embryol.* **196**: 91-106.
- Rieppel O. 2012. Adolf Naef (1883–1949), systematic morphology and phylogenetics // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **50**: 2-13.
- Rieppel O., Williams D.M., Ebach M.C. 2013. Adolf Naef (1883–1949): On foundational concepts and principles of systematic morphology // *J. Hist. Biol.* **46**: 445-510.
- Rignano E. 1911. *Upon the inheritance of acquired characters*. Chicago: 1-413.
- Schindewolf O.H. 1929. Ontogenie und Phylogenie // *Paläontologische Zeitschrift*. **11**: 54-67.
- Schindewolf O.H. 1937. Beobachtungen und gedanken zur Deszendenzlehre // *Acta Biotheor.* **3**: 195-212.

- Schindewolf O.H. 1944. Zum Kampf um die Gestaltung der Abstammungslehre // *Naturwiss.* **32**: 269-282.
- Schindewolf O.H. 1946. Zur Kritik des «Biogenetischen Grundgesetzes» // *Naturwiss.* **32**: 244-249.
- Schindewolf O.H. 1964. Erdgeschichte und Weltgeschichte // *Abh. Akad. Wiss. U. Lit., math.-nat. Kl.* **2**: 53-104.
- Sedgwick A. 1909. The influence of Darwin on the study of animal embryology // *Darwin and modern science*. Cambridge: 171-184.
- Steiner R. 1938. Über das biogenetische Grundgesetz (Idealistische Morphogenese) // *Acta Biotheor.* **4**: 65-72.
- Švorcová J. 2012. The phylotypic stage as a boundary of modular memory: non mechanistic perspective // *Theory Biosci.* **131**: 31-42.
- Vialleton L. 1908. *Un problème de l'évolution: la théorie de la recapitulation des formes ancestrales au cours du développement embryonnaire*. Montpellier: 1-244.
- Weismann A. 1904. *The evolution theory*. L., **2**: 1-405.

