

О ЧЕМ ПИСАЛ ДАРВИН?

О.Э. Костерин¹, Т.Д. Колесникова²

¹ Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: kosterin@bionet.nsc.ru; ² Отдел молекулярной и клеточной биологии Института химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: trotsenk@bionet.nsc.ru

«Происхождение видов ...» Чарлза Дарвина представляет собой фундаментальное произведение, содержащее в себе множество плодотворных идей из самых разных областей биологии, не всегда свободных от противоречий, высказанных в контексте биологии середины XIX в. и сформулированных в стиле, характерном для естественнонаучной литературы того времени. В связи с этим нередкие апелляции к этому первоисточнику как выразителю точки зрения современного дарвинизма (особенно в контексте «права ли теория Дарвина») могут ввести в заблуждение, во многом вследствие изменившегося и уточнившегося значения многих терминов и понятий. Даже само название знаменитой книги в наше время требует определенной интерпретации. В статье делается попытка сопоставления некоторых базовых понятий теории эволюции Дарвина (на момент последнего издания «Происхождения видов ...») с понятиями современной теории эволюции.

Ключевые слова: Дарвин, теория эволюции, вид, естественный отбор, борьба за существование, приспособленность, адаптация, дивергенция, изоляция, понятийный аппарат.

За 150 лет, прошедших после первой публикации в 1859 г. великой книги Дарвина «Происхождение видов ...», прямые апелляции к Дарвину постепенно исчезали из биологической литературы – по мере того как она сама пропитывалась дарвинистическим мировоззрением. Для очень многих ученых это мировоззрение превратилось в само собой разумеющуюся основу современной биологии, так что сейчас его можно уподобить воздуху, который необходим для жизни настолько, что живой человек может не замечать его существования. Дарвинизм утвердился в биологии уже не просто как «теория», оказавшаяся правильной, а как единственно возможное в биологии научное мировоззрение. (Само общепринятое название отрасли биологии «теория эволюции» может показаться непосвященному свидетельством определенной осторожности самих ее адептов, поскольку в эмпирических науках названия теорий часто упоминаются в тех случаях, когда существует несколько альтернативных теорий, в частности, во времена Дарвина в таком смысле употреблялось выражение «теория Дарвина».

Однако теория – это некая единая система исходных положений и их следствий. В математике, где все теории равноправны и являются самоцелью, многие науки имеют слово «теория» в своем названии: теория вероятности, теория комплексного переменного. В эмпирических науках теория должна соответствовать фактам, и периоды конкуренции нескольких теорий сменяются периодами господства одной общепринятой, название же науки при этом не меняется и остается предметно-ориентированным. В этом смысле традиционное название «теория эволюции» относится к немногим исключениям и вызывает определенное недоразумение; было бы лучше, если бы эта отрасль науки получила какое-нибудь чисто предметное название, допустим, «эволюционистика», но мы не можем менять традиции задним числом.)

И в то же время вокруг наследия Дарвина не утихает ожесточенная полемика, причем не только в широком обществе, но и в биологическом сообществе, особенно среди биологов узкой специализации. Со времен Дарвина его учение проделало огромный путь и во многих

отношениях изменилось до неузнаваемости. Достаточно сказать, что некоторые взгляды самого Дарвина в том виде, как они изложены на страницах его эпохального труда, в особенности поздних изданий, мы сейчас с уверенностью назвали бы «антидарвинистическими». Хотя весь этот долгий путь зафиксирован не только в собственно научной литературе, но и в литературе по истории науки, сами по себе колоссальные объемы той и другой не позволяют легко проследить его в порядке научного досуга. Если же обратиться к самому первоисточнику, который легко доступен и легко написан, и сравнить то, что думал Дарвин, с тем, что известно практикующему биологу сегодня, то результат этой процедуры может быть диаметрально противоположным. Для тех, кто занимается биологической эволюцией профессионально и в курсе того, как развивалась наука о ней – как, к примеру, для профессора П.М. Бородина (статья которого опубликована в этом же номере), книга Дарвина выглядит монументальным свидетельством мощи человеческого интеллекта и источником современного биологического мировоззрения. А кто-то может увидеть в книге Дарвина прямые противоречия со взглядами современного научного сообщества или собственными взглядами.

Как следствие, в популярной печати (но не в серьезных журналах!) особенно в нашей стране появляются самые разные варианты систем взглядов, позиционируемых как «антидарвинистические», так и как «дарвинистические», зачастую сопровождающиеся активным неприятием идей друг друга. Одна из главных причин этого – взаимное непонимание «официальных» эволюционистов, авторов-специалистов в конкретных областях биологии, и, наконец, самого Ч. Дарвина, более ста лет назад нас покинувшего.

И, как и всегда в подобных случаях, почти все споры и проблемы сами собой исчезают, когда понятийный аппарат оппонентов становится доступен друг другу. Беда лишь в том, что понятия нельзя определить в рамках обычного человеческого языка (в отличие от математических понятий и математического языка), их можно только *понять* в их взаимоотношении с понятиями уже *понятыми*, а любое определение – не более чем самая короткая и емкая подсказка. Поэтому адекватное понимание положений лю-

бой науки, которая пользуется обычным языком, даже если они сформулированы общепонятными словами, требует основательного знакомства с ее основными положениями, хотя бы для того, чтобы отличать слова, употребленные в обыденном смысле, от слов, употребляемых в точном смысле и соответствующих научным понятиям, т. е. *терминов*. В теории эволюции довольно много терминов совпадает со словами обыденного языка – те же «вид», «приспособленность». С этим связан ряд подводных камней, подстерегающих дилетанта.

Было бы безумием надеяться привести в соответствие друг другу понятийный аппарат различных отраслей науки и различных ученых, живых и умерших, и тем более – изложить все это в рамках короткой статьи. Однако нереальность задачи – еще не повод отказаться от попыток ее осуществления. Наш продолжительный опыт дискуссий с самыми разными людьми и друг с другом позволяет нам надеяться, что мы можем разрешить хотя бы некоторые трудности во взаимопонимании людей, так или иначе интересующихся биологической эволюцией и, в частности, сопоставить то, что думал Дарвин на момент публикации последнего издания «Происхождения видов ...», неоднократно издававшегося в русском переводе, с тем, что в XXI в. думаем «мы». Мы ограничимся рассмотрением ряда наиболее общеизвестных положений «теории Дарвина», в том числе употребленных уже в названии его труда, смысл которых за последние 150 лет был значительно уточнен или существенно изменился.

Более того, смысл многих понятий несколько меняется в самой книге Дарвина от главы к главе (и от издания к изданию). Сама научная литература в то время была совсем другим жанром, чем сейчас. Ее было относительно немного. Писалась она медленно, читалась – тоже, большой объем считался скорее достоинством (обстоятельностью), а не недостатком. Если мысль автора проделала определенный путь, то он считал само собой разумеющимся пригласить читателя проделать этот путь вместе с ним. Несмотря на то, что труд «Происхождение видов ...» постоянно дорабатывался Дарвином для новых изданий, он сохранил следы эволюции самой мысли великого эволюциониста. Дарвин часто как бы рассуждает вслух, по

принципу «с одной стороны нельзя не сказать, с другой стороны – нельзя не отметить», стремясь в любом вопросе привлечь к рассмотрению максимальное количество фактического материала. Это делает отдельные цитаты из Дарвина довольно сомнительным аргументом в дискуссиях относительно его научного наследия – книги его очень велики, и в них, как и в самой природе (разные проявления которой они тщательно описывают), легко найти то, что нужно. Чтобы преодолеть проблему цитат, вырванных из контекста, мы сочли возможным приводить довольно много обширных цитат из последнего, шестого издания «Происхождения видов ...» 1872 г. (Дарвин, 1991). Наверняка нам не удалось избежать греха тенденциозного цитирования, но мы, однако, надеемся, что подобранные нами цитаты как минимум отображают многогранность, некоторую расплывчатость и местами противоречивость взглядов самого Дарвина. Положения же современной теории эволюции мы были вынуждены приводить как можно более кратко, не перегружая текст подробностями и обильными ссылками на источники информации. В порядке извинения за недостаточное внимание к цитированию современных источников мы сообщаем, что ничто из изложенного ниже не является оригинальным и было множество раз опубликовано в самого разного рода научных и популярных трудах.

Происхождение

Нас нет в единственном числе.
То ли от звезд, то ли из глины
Наш род случился на Земле.
Когда очнулись ото сна,
Мы были. Наша цель ясна
И наши помыслы едины.
Нам сила вечная дана,
Одною мыслию гонимы –
Себя отнять от косной тьмы.
Мы самовоспроизводимы,
А это значит: живы мы.

В.Я. Фет

Итак, «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь» («The Origin of Species by means of Natural Selection or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life»). Здесь что ни слово, то ловушка. Если быть вниматель-

ным, то их можно разглядеть даже не открывая самой книги. Ловушки начинаются с перевода на русский язык самого первого слова. Английское слово «Origin» может переводиться и как «происхождение» (слово, традиционно принятое для перевода заглавия Дарвинова труда), и как «возникновение», что в русском языке не одно и то же. Происхождение – это всегда нечто конкретное, отвечающие на вопросы: «от кого», «откуда», «когда», но никогда – на вопрос «как». Мы можем говорить, что человек произошел от обезьяны, цыгане происходят из Индии, а многоклеточные произошли от одноклеточных в докембрии. А откуда, от кого или когда произошли виды? Что имеется в виду? Все виды вообще? Уж не от некоего ли единого «первовида», который в протерозое наслаждался одиночеством на всей акватории Мирового праокеана? Слава богу, так не решаются ответить ни дарвинисты, ни антидарвинисты. Или рассматривается происхождение каждого из известных тогда видов? Однако сам тот факт, что третье слово названия, идущее после слов «Происхождение видов ...», – это слово «путем» (by means of) – означает, что Дарвин отвечал на вопрос, «каким путем», т. е. говорил о механизмах. Мы можем говорить о механизмах возникновения, но не можем – о «механизмах происхождения». Правильное русское слово для перевода английского «origin» легко получить, переведа заголовок из назывной формы в описательную. «Виды происходят путем естественного отбора» – согласитесь, по-русски это невозможное выражение. А вот «Виды возникают путем естественного отбора» звучит хорошо и понятно. Таким образом, перевод «Возникновение видов путем естественного отбора» был бы более адекватным.

Но давайте же, наконец, откроем саму книгу Дарвина. Выясняется, что даже в этом предварительном рассмотрении мы невольно приписали ее автору слишком многое от современной научной методологии. Прежде чем отвечать на вопрос, каким путем виды возникли, Дарвин очень тщательно обосновывает очень простую, на наш современный взгляд, идею, что виды «произошли от», а не были сотворены готовыми. То есть доказывается сама возможность какого бы то ни было происхождения видов, что есть возможность биологической эволюции. Вот, например: «Что касается вопроса о происхожде-

нии видов, то вполне мыслимо, что натуралист, размышляющий о взаимном родстве между органическими существами, об их эмбриологических отношениях, их географическом распространении, геологической последовательности и других подобных фактах, мог бы прийти к заключению, что виды не были сотворены независимо одни от других, но произошли, подобно разновидностям, от других видов» (Дарвин, 1991. С. 22). «Меня постоянно поражало одно обстоятельство, что почти все животноводы и растениеводы, с которыми мне случалось говорить или чьи сочинения мне приходилось читать, твердо убеждены, что различные породы, с которыми они имели дело, произошли от такого же количества различных аборигенных видов. Натуралисты, знающие о законах наследственности гораздо менее, чем животноводы, и так же мало, как они, о связующих звеньях в длинной родословной, тем не менее допускают, что многие наши домашние расы происходят от общих предков» (Там же. С. 39–40). И вот об одном из этих натуралистов: «Необходимо прибавить, что Декандоль не верит более в то, что виды являются неизменными творениями, и заключает, что теория происхождения [derivative] более естественна «и более согласна с известными фактами палеонтологии, географии растений и животных, анатомии и классификации» (Там же. С. 58) (Здесь мы снова сталкиваемся с эффектом перевода – совсем иное английское слово «derivative» также переведено как «происхождение»). Далее: «... было бы крайне трудно дать разумное объяснение этому родству между слепыми пещерными животными и другими обитателями обоих континентов, придерживаясь обычного взгляда об их независимом сотворении» (Там же. С. 123). «Общепризнано, что органические существа созданы по двум великим законам – Единства Типа и Условий Существования. Под единством типа подразумевается то основное сходство в строении, которое мы усматриваем у органических существ одного класса и которое совершенно не зависит от их образа жизни. По моей теории единство типа объясняется единством происхождения. ... Отсюда в действительности закон Условий Существования является высшим законом, так как он включает, через унаследование прежних вариаций и адаптации, и закон Единства Типа» (Там же. С. 174). «Но многие натуралисты думают,

что под Естественной системой надо понимать нечто большее; они думают, что в ней выражается план Творца; но пока не будет определено, что понимать под планом Творца – известный ли порядок во времени или в пространстве, или во времени и пространстве, или еще что-либо другое, мне кажется, что это утверждение ни в какой мере не увеличивает наших знаний. Изречения, подобные часто повторяемому в более или менее завуалированной форме известному изречению Линнея, что не признаки определяют род, а род определяет признаки, по-видимому, указывают, что наши классификации предполагают связь более глубокую, чем простое сходство. И я думаю, что они действительно представляют собой нечто большее; я думаю, что общность происхождения, единственная известная причина близкого сходства организмов, и есть та связь между ними, которая, хотя и выражена разными степенями модификаций, до некоторой степени раскрывается перед нами при помощи наших классификаций» (Там же. С. 360). «Так как происхождением вообще пользуются, соединяя в одно целое особей одного и того же вида, хотя самцы, самки и личинки бывают иногда крайне различны, и так как им же пользуются при классификации разновидностей, претерпевших известную и в некоторых случаях значительную степень модификации, то не пользуются ли происхождением бессознательно и при группировке видов в роды, и родов в группы высшего порядка, и всех вместе – в так называемую естественную систему?» «... обстоятельства, помогающие классификациям, и трудности, встречаемые при этом, если я не особенно ошибаюсь, можно объяснить, признав, что Естественная система основана на общности происхождения, сопровождаемого модификациями; что признаки, которые считаются натуралистами за указание истинного родства между двумя или более видами, унаследованы ими от общего предка; что всякая правильная классификация есть классификация генеалогическая; что общность происхождения и есть та скрытая связь, которую бессознательно ищут натуралисты, а вовсе не какой-то неизвестный план творения, или выражение общих положений, или сближение и разделение более или менее сходных предметов» (Там же. С. 366–367) «До чего необъяснимы случаи сериальных гомологий с обычной точки зрения теории творения!» (Там

же. С. 377). «Наконец, различные группы фактов, рассмотренные в этой главе [IV], по-моему, столь ясно указывают, что бесчисленные виды, роды и семейства, населяющие земной шар, произошли каждый в пределах своего класса или группы от общих предков и затем модифицированы в процессе наследования, что я без колебаний принял бы этот взгляд, если бы даже он не был подкреплен другими фактами или аргументами» (Там же. С. 395). Одна из подобных фраз Дарвина показывает, что он в некотором смысле открыл закон гомологических рядов Н.И. Вавилова: «На основании обычного воззрения, по которому виды были независимо сотворены, почему определенная часть строения, отличающаяся от той же части других независимо сотворенных видов этого рода, должна быть более изменчивой, чем другие части, близко сходные у различных видов? Я не вижу возможности дать какое бы то ни было объяснение. Но с той точки зрения, что виды – только более резко выраженные и более постоянные разновидности, мы часто вправе ожидать, что у них продолжают еще варьировать части их организации, которые начали варьировать в сравнительно недавний период и таким образом приобрели свои различия» (Там же. С. 133–134)

Виды

Тихо приветствую мудрость любезной природы,
Ловкой рукою она ярлыки налепляет.
Даже слепой различит, что серна, свинья и гиена
Так и должны были быть серной, свиной и гиеной
Саша Черный

Когда б создатель
Нас мастерила без видимых границ,
Одним мазком, не уточнив детали:
Цвет глаз, размер, кому годится в корм,
Мы все бы, не имея общих форм,
Переливались и перетекали
Из маски в маску,
Жизнь была б легка,
Но мир отлит в ином материале
И постоянна форма у цветка,
Какие пчелы бы не посещали
Его тычинки: форма, суть, идея
Их помнят и лопух, и орхидея.

В.Я. Фет

Перейдем ко второму слову названия книги Дарвина – «видов». В биологии мало существ-

вует понятий, вокруг которых вплоть до настоящего времени велась бы такая ожесточенная полемика, как вокруг понятия «вид». Однако во времена Дарвина эти баталии были еще впереди, будучи в основном им же самим и инспирированы.

Русскому слову «вид» в английском языке соответствует слово «species». Это прямое заимствование из латыни. В классической латыни это слово обладало весьма широким спектром значений: 1) зрение; 2) взгляд; 3) наружность, красота; 4) видение, признак; 5) понятие, идея; 6) образец, идеал; 7) видимость, призрачность; 8) изображение, статуя и наконец 9) вид, разновидность (Малинин, 1961). Все эти значения можно было бы объединить определением: «то, что можно увидеть» плюс само зрение. В философии и логике вид (eidos – греч., species – лат.) является наименьшей универсалией и занимает промежуточное положение между более общим понятием (род) и более частным (индивидуум) (Алтухов, 2003). В книге Ю.П. Алтухова изложена ранняя история понятия «вид» в биологии. В частности, «согласно концепции идей Платона, наблюдаемая изменчивость органического мира не более чем искажения неких постоянных, идеальных сущностей разнообразных форм жизни. Аристотель называл видом «то в каждом, что оно, собственно, и есть в первую сущность».

В биологии в полноценный научный термин слово «вид» превратилось после выхода другого эпохального труда – «Systema Naturae Per Regna Tria Naturae, Secundum classes, ordines, genera, species, Cum characteribus, differentiis, synonymis, locis» К. Линнея, первое издание которого (его название отличалось от приведенного в мелких деталях) появилось за 124 года до появления первого издания книги Дарвина. Естественно, виды выделялись и ранее, но по большей части независимо в разных группах, разными исследователями и по разным критериям. После того как Линней ввел правила обозначения видов всех живых существ вообще с помощью бинарных латинских названий, виды как минимум получили уникальные идентификаторы и превратились в конкретные объекты науки, позволявшие ставить такие вопросы, как, к примеру, сколько существует видов в какой-либо таксономической группе или вообще

в природе. Поначалу никто не сомневался, что виды столь же реально существуют в природе, сколь и в головах ученых (а также в божественном замысле или мире идей Платона), вопрос же правильного распознавания видов решался Линнеем очень просто – истинный ботаник (вопрос о возможности существования более одного такового тактично остался без ответа) правильно распознает виды (и дает им хорошие названия), профан же не способен на это (Линней, 1989). Однако по большому счету за разные виды почитались любые организмы, имеющие заметные отличия и не связанные друг с другом «кровным родством», заведомо общим происхождением (например личинки и взрослые особи или «брачными узлами» (самцы и самки). Являются ли два организма разными или одинаковыми, ученый уверенно и безошибочно (как ему казалось) определял на глаз. К каким результатам это иногда приводило, можно убедиться, взглянув на полстраницы перечисления названий, в свое время (в XVIII–XIX вв.) предложенных в ранге вида для разных сортов и форм посевного гороха (Макашева, 1979. С. 90–91). Экземпляры, по которым вид впервые описан (типичные экземпляры), считались эталонами вида с таким-то названием, и вопрос о правильном названии для любых экземпляров решался их сопоставлением с типовыми экземплярами уже описанных видов. Эта система удобна на практике и сохранилась в биологической номенклатуре почти в неизменном виде до наших дней. Долгое время она же являлась не только практической, но и теоретической основой выделения видов как совокупностей особей, обладающих определенными признаками, – впоследствии такой подход был назван *типологической концепцией вида*.

Как мы уже убедились в предыдущем разделе «Происхождение», во времена Дарвина слово «вид» было понятием с нашей точки зрения не вполне научным, так как оно пришло из совсем другой (и очень в то время важной!) области представлений о мире – религии и религиозной философии. Виды – это именно то, что создал в природе бог, дав им возможность воспроизводить себя, плодясь и размножаясь. Каждый занимает свое место в природе (мы бы сказали – ареал и экологическую нишу), каждый скрещивается с кем положено, и в потомстве его

появляется «то, что нужно». Природа, включая все виды, сотворена богом, и сотворена наилучшим образом. Виды можно и нужно познавать, систематизировать, но не нам решать за бога, что есть вид и как он должен быть устроен. Дарвин же обнаружил своего рода первозданный хаос там, где до него все считалось ясным и упорядоченным. В контексте понятия «вид» Дарвина более всего волновало то, что вряд ли придет в голову современному биологу: «Вообще этот термин [вид] включает неизвестный элемент отдельного творческого акта» (Дарвин, 1991. С. 51). То есть Дарвин хочет сказать, что обычно всем был важен именно вид, так как он рассматривается как «единица творческого акта», и самим названием своей книги он подчеркивает, что от этого неизвестного элемента творческого акта можно отказаться вовсе. Если ранее считалось, что творец воплотил свой замысел в законченном и упорядоченном мире живых существ, то Дарвину пришлось иметь дело с миром поистине живым, находящимся в непрерывном изменении.

Возможно поэтому Дарвин не употреблял слово «вид» как научный термин и использовал его в названии своего труда достаточно просто. Однако он очень хорошо понимал, сколь велика проблема, связанная с понятием «вид», и по возможности старался уйти от этой проблемы. Когда Дарвин его использует, он пользуется различными критериями вида: и типологическим, и экологическим, и генетическим. Дарвин пытается очертить понятие вида, существующее на тот момент, сделать синтез всего, что известно. Он собирает все известные критерии вида и сталкивается с тем, что они могут противоречить друг другу. В разных главах Дарвин останавливается на различных аспектах и критериях. И в результате он воздерживается от четкого определения вида, поскольку не в этом суть идеи, которую он предлагает и обосновывает. Позднее, когда теория эволюции стала обрастать собственно теорией, появилась необходимость определить, с чем, собственно, приходится иметь дело.

Действительно, у Дарвина можно найти массу высказываний, явно показывающих, что понятие вида еще «не готово» и что ему в большинстве случаев не важно, что называть видом: «Не стану я обсуждать здесь и различ-

ные определения, которые были предложены для термина «вид». Ни одно из определений не удовлетворило всех натуралистов; и, однако, каждый натуралист смутно понимает, что он понимает, говоря о виде» (Там же. С. 51). «Тем не менее невозможно предложить верного критерия для различения варьирующих форм, локальных форм, подвидов и замещающих видов» (Там же. С. 55). «Но обсуждать вопрос, следует ли их называть видами или разновидностями, пока не существует общепризнанного определения этих терминов, значило бы попусту толочь воду в ступе» (Там же. С. 57). «Если бы разновидность достигла такой степени процветания, что превысила бы численность родительского вида, то она рассматривалась бы как вид, а вид превратился бы в разновидность; либо она могла бы совершенно заменить и вытеснить родительский вид; либо, наконец, оба могли бы существовать одновременно и считаться за самостоятельные виды. ... Из всего сказанного ясно, что термин «вид» я рассматриваю как произвольный, присвоенный ради удобства для обозначения близко сходных между собою особей и не отличающийся в основном от термина «разновидность», которым обозначают менее отчетливые и более флюктуирующие формы. С другой стороны, термин «разновидность» по сравнению с простыми индивидуальными различиями также применяется произвольно, ради удобства» (Там же. С. 59–60). «Для нас несущественно, видами, подвидами или разновидностями будут называться многочисленные сомнительные формы» (Там же. С. 65). «Во-первых, разновидности, даже заметно выраженные и обладающие до некоторой степени сходством с видами, – о чем свидетельствует то безнадежное сомнение, которое во многих случаях возникает при их классификации, – несомненно отличаются друг от друга гораздо менее, чем хорошие четко различающиеся виды» (Там же. С. 101).

Довольно многое в книге свидетельствует о том, что Дарвин всякую изменчивость считал за зарождающийся вид: «Следовательно, наиболее процветающие, или, как их можно назвать, доминирующие виды – виды с широким ареалом, более равномерно расселенные внутри ареала и наиболее богатые особями; они-то чаще всего дают начало хорошо выраженным разновидностям или, с моей точки

зрения, зарождающимся видам» (Там же. С. 60). «Рассматривая виды лишь как более сильно обозначившиеся и хорошо определившиеся разновидности, я пришел к заключению, что виды более крупных родов связаны друг с другом так же, как связаны друг с другом разновидности одного вида...» (Там же. С. 61). «И тем не менее, согласно моему воззрению, разновидности – только виды в процессе образования, или, как я их назвал, зарождающиеся виды» (Там же. С. 101). Обратим внимание и на то, что в названии книги употреблен такой расплывчатый термин, как «расы» – виды «происходят» посредством сохранения благоприятных «рас».

Однако сколь ни открещивайся Дарвин от термина «вид», ему было никуда не деться от необходимости осмыслить понятие, о котором он рассуждает. Дело в том, что основные идеи Дарвина – эволюция (пусть и не им придуманная) и естественный отбор – сами на первый взгляд не предполагают никакой дискретности в мире живых существ. Однако в природе дискретность видов обращает на себя внимание в гораздо большей степени, чем непрерывная изменчивость (что, в частности, нашло отражение в типологической концепции вида, до наших дней господствующей в практике изучения биологического разнообразия). Если ранее дискретность видов была легко объяснима как замысел Творца, то, в рамках своей теории, предполагавшей постоянную изменчивость, Дарвину потребовалось объяснить этот эмпирический факт очевидной дискретности большинства видов, от которой не уйти несмотря на все «неготовые» виды и многообразие изменчивости. «... если виды произошли от других видов путем тонких градаций, то почему же мы не видим повсюду бесчисленных переходных форм? Почему вся природа не представляет хаоса, вместо того чтобы виды были, как мы это видим, хорошо разграничены?» (Там же. С. 141). По сути виды представляли основную трудность всей теории Дарвина и как теоретическое понятие, и как объекты, существование которых требовало интерпретации.

Дарвин высказывает предположение о том, что именно делает виды видами. У Дарвина присутствует следующая идея: виды – носители готовых, совершенных адаптаций, в то время как промежуточные формы менее приспособ-

лены и в лучшем случае представляют собой адаптации, еще не готовые. В «Происхождении видов ...» мы читаем: «... Виды не были сотворены независимо одни от других, но произошли, подобно разновидностям, от других видов. Тем не менее подобное заключение, хотя бы даже хорошо обоснованное, оставалось бы неудовлетворительным, пока не было бы показано, почему бесчисленные виды, населяющие этот мир, модифицировались таким именно образом, что они приобретали то совершенство строения и коадаптацию, которые справедливо вызывают наше изумление» (Там же. С. 22). По сути представление о видах как о совершенных адаптациях было унаследовано еще от той точки зрения на виды, как на воплощение божественного плана и наилучшим образом занимают определенные места в «экономии природы», о которой говорил Линней, – Дарвин в какой-то мере все еще пользовался понятийным аппаратом «естественной теологии» (Галл, 1991). Таким образом, вопрос, как виды возникают в природе, для Дарвина в значительной степени трансформируется в вопрос, как в ходе эволюции достигли такого совершенства изумительные адаптации одной части организации к другой и к условиям жизни или одного органического существа к другому. Ответ Дарвина на этот вопрос мы могли бы сформулировать в современных терминах следующим образом: изумительные адаптации суть адаптивные оптимумы, возникшие в результате дизруптивного отбора среди континуума родственных форм, образующихся за счет непрерывной изменчивости. Этого вопроса мы коснемся более детально в разделе, посвященном дивергенции и возникновению биологического разнообразия.

Однако развитие Дарвином теории естественного отбора и все большее признание роли конкуренции и других взаимодействий живых существ между собой заставили его значительно отойти от идеи «совершенных адаптаций» (Галл, 1991). И в «Происхождении видов ...» мы находим также и такое: «Нет ни одной страны, в которой все туземные обитатели настолько совершенно адаптированы друг к другу и к физическим условиям своей жизни, чтобы ни один из них не мог быть еще лучше адаптирован или усовершенствован, это видно из того, что во всех странах туземные обитатели были

до такой степени подавлены натурализованными организмами, что позволяли некоторым пришельцам прочно завладеть страной. И так как чужеземцы в любой стране побеждали некоторых туземных обитателей, мы вполне можем заключить, что и туземцы с пользой для себя могли бы модифицироваться настолько, чтобы лучше противостоять вторжению» (Дарвин, 1991. С. 124). «Но степень адаптации видов к климату, в котором они обитают, часто преувеличивают. Мы вправе это заключить из следующего: часто невозможно предсказать, выдержит ли ввезенное растение наш климат, а также многие растения и животные, привезенные из самых различных стран, оказываются у нас вполне здоровыми» (Там же. С. 80)

Идея о том, что виды представляют собой готовые и совершенные адаптации, современной биологией оставлена. Взгляды на «степень адаптации» существенно упростились – единственным доступным нам эмпирическим критерием адаптации является сам факт существования вида. Если же встать на точку зрения Творца или простого инженера, многие виды, как кажется, следовало бы существенно улучшить или даже заменить на новые. Приведем два несколько экстравагантных примера. Каждый из них может быть оспорен, но не общее представление о том, что все живое приспособлено к своей среде всего лишь в той степени, в которой оно способно выжить. Во-первых, мы слишком хорошо знаем конструктивные недостатки своего собственного вида. Какие-то из них, по-видимому, связаны с конструктивными «недоделками» при слишком быстром (за каких-то 5 млн лет) переходе к прямохождению: например, затрудненные роды, какие-то – с переходом на пищу с меньшим содержанием клетчатки: склонность к острому аппендициту, какие-то – с необычайно усложнившимся поведением: прежде всего это чудовищно большая продолжительность индивидуального развития, но также и все прелести нашей искусственной экологической ниши, столь далекой от «здорового образа жизни». Или вот существует бабочка-белянка *Madais fausta* Olivier, 1804. Зимой эта бабочка встречается в Аравии и Северо-Восточной Африке. Однако в этих регионах она неспособна существовать летом из-за слишком сухого и жаркого климата. Летом она встречается на севере Близ-

него Востока, в Иране и на юге Туркмении. Но здесь она полностью вымерзает с наступлением зимы. Таким образом, ареал бабочки ежегодно смещается почти на 1000 км (Larsen, 1975). При этом, скорее всего, летние и зимние популяции основываются особями, случайно залетевшими вследствие ненаправленной диффузии. Итак, на планете Земля нет такого места, где бы этот вид мог существовать, это вечный беспрестанный скиталец, способный лишь случайно оказаться там, где может развиваться каждое следующее поколение. Конечно, в какой-то мере и этот вид адаптирован – способен к дальним перелетам, полностью лишен каких-либо паразитоидов, которые не могут ни угнаться за этими бабочками, ни подстеречь их где бы то ни было. Но все же об «изумительной адаптации» говорить здесь не приходится.

И наконец, ни у кого не вызывает сомнений, что вымирание видов – явление как минимум не менее частое, чем видообразование. Однако прежде чем окончательно вымереть, любой из вымерших видов долгое время как-то существовал в условиях среды, которым он все менее соответствовал и которые в конечном итоге привели его к гибели, а могли бы не привести, если бы начали изменяться в противоположном направлении. *Post factum* мы конечно можем вынести вымершему виду приговор: «не жилец» и отождествить его несоответствие среде с его фатальной обреченностью. Но ведь нет никаких сомнений, что рано или поздно вымерет *любой* вид (тот факт, что виды скорее не «перетекают» один в другой, а как бы «размножаются», порождая другие виды, при этом не очень сильно изменяясь сами, мы рассмотрим ниже). И мы можем вынести противоположный вердикт – никакой вид не соответствует среде нашей планеты, если не может существовать на ней бесконечно долго.

Что же пришло на смену как типологической концепции вида, так и Дарвиновому теоретическому допущению, что вид является совершенной адаптацией, возникшей в результате конкуренции с многочисленными «промежуточными формами»? Вид стал определяться совершенно по-другому. Понятие вида в наше время не просто существует, но является очень важным. Его разделяет в той или иной степени интуитивно или осознанно большинство современных биологов (за исключением существенной части

отечественных ботаников). Так называемая *биологическая концепция вида* («биологическая» выглядит как претензия на окончательную истину в биологии, однако это устоявшийся термин, который мы не в силах изменить) отказалась от рассмотрения вида как совокупности признаков, отталкиваясь от единственного критерия – возможности скрещиваться и оставлять продуктивное потомство (Майр, 1968, 1974). Вид стал определяться через единый генофонд. Любопытно, что мы находим этот критерий и у Дарвина, однако упоминаемый среди трудностей его теории: «В-четвертых, как объяснить, что виды при скрещивании оказываются стерильными или производят стерильное потомство, между тем как при скрещивании разновидностей фертильность их не страдает?». Подход к видам как к изолированным генофондам оказался весьма продуктивным – появились критерии и методы определения границ видов, возникло строгое научное понятие. Оно, впрочем, оказалось мало применимо или вообще не применимо к тем формам жизни, у которых размножается единственный родитель (назовем их однородительскими формами): ко множеству прокариот, огромному количеству растений, размножающихся вегетативно, путем апомиксиса или самоопыления, и к немногим партеногенетическим видам животных. Прокариоты, кроме того, способны к широкому обмену генетическим материалом без особых видовых границ. В таких случаях виды приходится выделять «по старинке», типологически. Однако четкость и удобство биологической концепции вида для тех форм жизни, у которых в размножении участвуют (хотя бы иногда) два родителя (назовем их двуродительскими формами – это раздельнополюе организмы и многие обоеполюе – перекрестноопыляющиеся растения и спаривающиеся гермафродиты среди животных), обеспечили практически полную ее победу в зоологии и значительные успехи в ботанике. В то же время множество ботаников до сих пор используют типологическую концепцию вида как определенной совокупности признаков в качестве теоретической основы своей деятельности (что находится в полном соответствии с обычностью однородительского размножения у растений).

Любое определение как некая словесная формулировка всегда несовершенно, так как не

может охватить всех граней любого понятия и всех частных ситуаций. Нам представляется, что наилучшей формулировкой определения вида в рамках его биологической концепции была бы следующая: *вид – это наибольшая совокупность особей, реально или потенциально способных объединять свои гены в плодовитом потомстве*. Можно сказать, что вид представляет собой *потенциально единый генофонд*, а разные виды – разные, изолированные друг от друга, генофонды. Конечно, здесь есть масса сложностей. Добавление «реально или потенциально» следовало сделать из-за существования непреодолимых географических барьеров внутри ареала вида. К примеру, бабочки махаоны из Европы и Америки за 10 тыс. лет существования Берингова пролива никак не могут объединить свои гены, так как не способны через него перелететь. Но если бы мы их привезли друг к другу, они бы без проблем скрестились, так как действительно принадлежат к одному виду. Мы уже упоминали о том, что такое понятие о виде не работает у однородительских форм, у которых барьеры для обмена генетическим материалом между несхожими формами гораздо слабее, чем у эукариот. Тем не менее, для большинства эукариот вид – это универсалия, которой соответствует определенное объективное содержание (а заодно вид – это, если можно так выразиться, наиболее реальная из всех таксономических категорий). И это содержание касается путешествий генетического материала и тех границ, в которых оно возможно, но совершенно не касается адаптаций.

В литературе часто встречаются эклектические определения вида, сделанные по принципу «всем сестрам по серьгам». Дескать, в разных отраслях биологии сформировались различные «критерии вида», следовательно вид – понятие многогранное, и наилучшим определением будет то, которое на всякий случай учтет все критерии сразу. Так, например, во многих определениях содержатся политкорректные реверансы в сторону экологии – «вид должен обладать своей экологической нишей», и в сторону биогеографии – «вид должен иметь свой ареал». Однако они являются классическим примером порочного логического круга – и ниша, и ареал определяются всего лишь как место, занимаемое видом в соответственно экологическом или физическом пространстве,

и должны быть отброшены из определения «вида». По сути содержательными были и остаются только два «критерия»: типологический (совокупность признаков) и «биологический» (единый генофонд).

На наш взгляд, попытки объединить различные «критерии вида» порочны в своей основе. Нетрудно понять, что «типологический вид» и «биологический вид» – это совершенно разные понятия, сформировавшиеся в совершенно разной понятийной среде и совершенно не сводимые друг к другу логически. Получается, что в биологии существуют два совершенно разных, но омонимичных термина «вид». Казалось бы, остается лишь в одном из случаев заменить само слово. Однако, как и в случае с дискретностью и континуальностью живых существ, свое слово говорит эмпирика: в большинстве случаев типологический и биологический виды включают в себя одни и те же совокупности особей. То есть два неродственных понятия совпадают на практике. Причина этого совпадения как раз кроется в «происхождении» тех и других видов, т. е. в механизмах видообразования и существования видов. Как это происходит – мы рассмотрим в следующем разделе. Однако очевидно, что мы не должны ставить телегу впереди лошади и заранее помещать эмпирическое совпадение в «комбинированное» определение.

Нужно отдать должное Дарвину, который именно в эмпирическом совпадении независимых признаков (независимых критериях выделения) таксонов увидел основное доказательство происхождения их от общего предка.

Позволим себе отступление в совсем другую область биологии, где сложилась в чем-то сходная ситуация с сосуществованием и даже конкуренцией двух совершенно разных понятий, появившихся с интервалом в полсотню лет в отраслях биологии, имеющих в своих подходах не очень много общего и обозначаемых одним и тем же термином. Этот термин – «ген». В классической генетике *ген – это наследуемый фактор, влияющий на признаки организма и занимающий определенное место на хромосоме*. Он рассматривался как единица наследственности, далее неделимая. После открытия структуры ДНК очень быстро выяснилось, что многие классические гены представляют собой участки ДНК, которые кодируют некий белок, к примеру – фермент, который и определяет наследуемый признак. Это

было огромным прорывом в науке, и на этой волне первоначально показалось, что все гены классической генетики именно таковы. Выработалась такая формула: «один ген – одна полипептидная цепь». То есть геном стали называть «участок ДНК, кодирующий полипептидную цепь». Однако со временем выяснилось, что рядом с ней имеются регуляторные последовательности ДНК, которые ничего не кодируют сами, но влияют на включение–выключение и интенсивность транскрипции этого гена. Это промоторы, энхансеры, сайленсеры – т. е. участки ДНК, которые связываются с определенными белками, способствующими и препятствующими транскрипции. Они могут находиться достаточно далеко от кодирующих последовательностей, за сотни и тысячи нуклеотидов, но все равно функционируют как *цис*-факторы (т. е. находящиеся неподалеку на хромосоме), поскольку реально оказываются неподалеку от кодирующих последовательностей за счет определенной укладки ДНК в хромосоме. Все это хозяйство стали рассматривать как принадлежность гена, который что-то кодирует. Таким образом, в молекулярной генетике: *ген – это кодирующий участок ДНК вместе с прилежащими участками ДНК, влияющими на его транскрипцию*. Заметим, ген здесь получился подразделенным на части – экзоны, интроны, регуляторные элементы, в конце концов – отдельные нуклеотиды. А регуляторная последовательность ДНК, взятая как таковая, лишилась права называться геном, так как сама ничего не кодирует. Но за счет влияния на транскрипцию гена эта последовательность может влиять и на какой-то признак, который будет наследоваться вместе с этой последовательностью, и рекомбинировать с ней. То есть регуляторная последовательность – это тоже наследственный фактор, занимающий строго определенное место на хромосоме. Некоторые регуляторные последовательности могут влиять на несколько генов сразу, т. е. занимать свое определенное место в регуляторной сети управления развитием и функционированием организма. Налицо все признаки гена в понимании классической генетики.

Это противоречие между классическим и молекулярно-биологическим понятием гена возникло в тот момент, когда казалось, что никакого противоречия и нет, и все классические гены – это транскрибируемые участки ДНК, кодирующие белок или РНК. На самом же деле речь идет о совершенно разных объектах, которые, однако, достаточно часто совпадают на практике. Впрочем, эта практика такова: ученые,

работающие методами классической генетики с плохо изученным с молекулярно-генетической точки зрения объектом, называют геном то же самое, что и, например, Морган – неделимый наследственный фактор, отвечающий за признак. Когда работают с объектом, лучше молекулярно охарактеризованным, происходит плавный переход к молекулярному определению – транскрибируемый участок ДНК вместе с обслуживающим его транскрипцию хозяйством. Далеко не все осознают разницу и момент перехода. Если мутация в регуляторной последовательности ведет себя как нормальный менделевский аллель, те, кто занимается формальной генетикой, успешно продолжают называть ее геном, чего никогда не сделают молекулярные биологи.

Преодолевается данное противоречие двумя путями: либо перед употреблением слова «ген» оно предварительно очень четко определяется, либо оно перестает использоваться в качестве рабочего термина, используясь в лучшем случае в качестве просто слова. Пример первого случая: в разделе «Материалы и методы» в статье, посвященной подсчету генов в геноме, обязательно будет написано, по какому критерию ген определяли, например, было подсчитано число открытых рамок считывания. В следующей статье напишут: мы проанализировали экспрессию и показали, что некоторые из найденных потенциальные рамки считывания никогда не транскрибируются и, по-видимому, представляют собой псевдогены. Пример второй ситуации: изучается локус на хромосоме, с которого делается несколько тысяч белков за счет того, что есть три альтернативных промотора, три альтернативных терминатора и десятков интронов. Где тут ген и сколько генов в этом локусе? В данном случае никто словом «ген» пользоваться не будет. Если взять фразу, содержащую слово «ген», из популяционно-генетического контекста и вставить в молекулярно-биологический контекст, то мы получим полную потерю смысла.

Попробуем шутки ради заменить «Происхождение видов ...» на «происхождение генов». Ни один генетик не скажет вам что имеется в виду. Если мы имеем проблемы с определением того, что есть ген, то уж тем более мы не можем сказать, когда закончился один ген и начался другой во времени. Например, ген дублировался, но обе копии одновременно выполняют идентичные функции – это один ген или два? Кроме того, в этом названии так и сквозит вопрос: а откуда вообще все гены произошли... Перефразируем «происхождение генов»

в «генообразование» – уже лучше, тут хотя бы читается вопрос, из чего и как образовался ген. А если мы скажем: «эволюция генов» – мы избавимся от большинства лишних проблем. А еще лучше говорить об «эволюции генома»: и закономерности эволюции генов, и их возникновение, разделение одного гена на два и пр. прекрасно впишутся в общую концепцию.

Итак, именно Дарвин обратил внимание на проблему – что такое вид. Более того, именно эта проблема, судя по всему, и была тем стимулом, который в конечном итоге привел Дарвина к его теории. Однако то, что так или иначе виды существуют, оставалось очевидным фактом. То, что все множество живых организмов скорее дискретно, чем континуально, требовало своего объяснения, и именно этим вопросом Дарвин, по сути, занимался долгие годы при подготовке своей книги.

Так возникновение чего же рассмотрел Дарвин? Еще в 1956 г. С.С. Четвериков писал в своем письме А.Л. Тахтаджяну (Тахтаджян, 1991. С. 501): «Пожалуй, самая большая ошибка Дарвина, которую я знаю, это заглавие его книги: «О происхождении *видов* путем естественного отбора». Ведь замечательная работа Дарвина фактически трактует не о происхождении видовых признаков и отличий, а о целесообразных приспособлениях организмов к окружающим условиям их существования, но ведь это вещи совершенно неравнозначные». Высказываясь наиболее осторожно, мы могли бы сказать, что Дарвин рассмотрел возникновение различий между организмами, т. е. изменчивости. Но это было бы неверно, потому что изменчивость у Дарвина есть и на входе – небольшие случайные изменения и прямые закономерные воздействия среды, и на выходе – это и породы домашних животных, и «виды» – в его весьма широком и неопределенном понимании. Получается, что он рассматривал бытие изменчивости живых организмов, процессы, которые протекают с ее участием – накопление, элиминацию, направление, пределы, разнообразие.

Получается, что для того чтобы перевести название книги Дарвина, мы должны заменить не только первое слово «происхождение», но и второе, уточнением которого мы только что занимались. Итак, в нашей версии начало названия теперь звучит так: «Процессы, происходящие с

изменчивостью живых организмов под действием ...» или более выпендренно: «Бытие изменчивости живых организмов под действием...». На самом деле Дарвин предпринял огромные усилия для того, чтобы ответить на вопрос «откуда берутся виды», именно те, о существовании и границах которых ни у кого не было сомнений. Однако эту проблему он так и не решил до конца (об этом ниже), и наш «перевод» фрагмента названия отражает, скорее, результат, чем намерение. Однако кто сказал, что название не должно отражать намерение! Поэтому название Дарвина – не только более яркое и интригующее, оно отражает проблему, причем не только научную, но и мировоззренческую.

Естественный отбор

Ну что ж, двинемся дальше – «путем естественного отбора». Понятие «естественный отбор» являлось мишенью для самой разной критики с момента публикации. Действительно, отбор, адаптации – это понятия, вроде бы предполагающие активное разумное начало. Кто-то же должен отбирать, подобно селекционеру, кто-то же должен приспособливаться, подобно всем нам известным приспособленцам (вспомним В. Пелевина – изменения происходят оттого, что самые беспринципные люди начинают приспособливаться к ним еще до того, как они произошли). Эта проблематика не нова. Судя по всему, Лейбниц предложил концепцию монады в силу того очевидного соображения, что раз есть законы природы, то должен быть кто-то, кто их сознательно исполняет, и даже Галилей поначалу упоминал о неких духовных сущностях, которые движут планеты (Фейерабенд, 1986). В нашем же случае следует обратить внимание на то, что критика метафоры «естественный отбор» началась с момента опубликования «Происхождения видов ...» в совершенно буквальном смысле – она критикуется на страницах этой книги самим ее автором: «Другие возражали, что термин «отбор» предполагает сознательный выбор со стороны животных, испытывающих модификацию; доходили даже до того, что отрицали применимость отбора к растениям, так как они лишены воли! В буквальном смысле слова «естественный отбор», без сомнения, неправильный термин; но кто же

когда-нибудь возражал против употребления химиками выражения «избирательное сродство различных элементов»? И, тем не менее, нельзя же, строго говоря, допустить, что кислота выбирает основание, с которым предпочтительно соединяется. Говорилось также, будто я говорю о естественном отборе как о деятельной силе или божестве; но кто же возражает писателю, утверждающему, что всемирное тяготение управляет движением планет? Всякий знает, что хотят этим сказать и что подразумевается под такими метафорическими выражениями, и они почти неизбежны ради краткости речи» (Дарвин, 1991. С. 79). К этому нечего добавить! Заметим лишь, что и Дарвину приписывали мысль о сознательном повиновении законам природы, но для него это уже не животрепещущая проблема, а повод для иронии.

В отечественной литературе по теории эволюции встречается так называемая «Дарвинова триада» – триада понятий, якобы выражающая суть дарвинизма, а именно: наследственность, изменчивость, естественный отбор. Эта триада не имеет отношения к самому Дарвину, который, со всей его обстоятельностью и склонностью глубоко продумывать каждое биологическое явление, упорно избегал вопросов наследственности в книге «Происхождение видов ...», посвятив этой проблеме особую «временную гипотезу пангенезиса» в изданной в 1868 г. книге «Изменения животных и растений в домашнем состоянии» (Дарвин, 1941), которая сейчас имеет лишь историческое значение. Первые два элемента триады являются внутренними свойствами организмов, и нетрудно убедиться, что третий элемент является неизбежным следствием того, что организмы всегда существуют в какой-либо среде.

Действительно, если где-то появились самовоспроизводящиеся объекты, имеющие наследственность, но допускающие, тем не менее, изменчивость, то на достаточно большом отрезке времени с ними будут происходить процессы, которые мы бы с уверенностью назвали естественным отбором. Само по себе условие способности к самовоспроизведению накладывает сильные ограничения на изменчивость, что уже является естественным отбором. Взаимодействие со средой, в которой находятся эти объекты, включающей и другие

такие объекты, также накладывает ограничения на возможность и скорость самовоспроизведения. Это обстоятельство отметил даже К. Поппер, причем в статье, которую он назвал «Дарвинизм как метафизическая исследовательская программа» (положение, от которого он впоследствии отрекся): «Пусть существует некий мир, рамки ограниченного постоянства, в котором находятся сущности ограниченной изменчивости. Тогда некоторые из сущностей, порожденных изменчивостью ... могут «выжить», тогда как другие ... могут быть элиминированы. Добавим к этому допущение о существовании специальных рамок ... – в которых может существовать жизнь или, более точно, самовоспроизводящиеся, но тем не менее, изменчивые тела. Тем самым задана ситуация, в которой идея проверки и элиминации ошибок, т. е. дарвинизм, становится не только приложимой, но почти логически необходимой.» (Popper, 1988. С. 145. Пер. – О.К.).

Много копий, особенно в нашей стране, было сломано в спорах о том, обладает ли естественный отбор творческой ролью. Заметим, однако, что «творческая роль» является понятием той же высокой степени метафоричности, что и «естественный отбор». В данном случае мы имеем дело с проявлением определенной казуистики, имеющей не столь уж очевидное объективное содержание и представляющей интерес лишь для любителей специфических казуистик.

Однако, будучи «метафорическим выражением, почти неизбежным ради краткости речи», понятие естественного отбора сделало свое дело – вся просвещенная общественность немедленно поняла, о чем идет речь, как бы она ни относилась к самой идее Дарвина. Нужно ли нам взамен естественного отбора какое-то более строгое понятие? Не помешает. И это понятие «приспособленность».

Нет такого высказывания, которое почиталось бы за квинтэссенцию дарвинизма (в основном его оппонентами) и вызывало бы столько же уничтожающей критики, как знаменитое «переживание наиболее приспособленных (survival of the fittest)». Действительно, вне контекста, взятое как лозунг, это выражение является классическим примером логического порочного круга и «масла масляного» – ведь по определению приспособлен именно тот, кто

выживает. Дарвин пишет: «Сохранение благоприятных индивидуальных различий и вариаций и уничтожение вредных я назвал Естественным отбором, или выживанием наиболее приспособленного» (Дарвин, 1991. С. 79). «Этот принцип, в силу которого каждая слабая вариация сохраняется, если она полезна, я назвал термином “Естественный отбор”, для того чтобы указать этим на его отношение к отбору, производимому человеком. Но выражение, часто употребляемое м-ром Хербертом Спенсером: “Переживание наиболее приспособленного” – более точно, а иногда и одинаково удобно» (Там же. С. 66). Этим выражением подчеркивается, что естественный отбор сводится к простейшему принципу – одни выживают и размножаются (с той или иной результативностью), а другие – нет.

В популяционной генетике оба «бытовых» слова, «отбор» и «приспособленность», были использованы в качестве терминов, обозначающих строго определенные количественные параметры, соответствующие им по смыслу. Под приспособленностью того или иного генотипа понимают среднее количество оставляемых им жизнеспособных потомков. Для этого понятия иногда применяют и иной термин – «мальтузианский параметр» – по имени известного Т. Мальтуса, автора труда «Опыт о законе народонаселения» («Essay on the Principle of Population»), послужившего одним из идейных источников Дарвина. Приспособленность определяется тремя факторами: жизнеспособностью, плодовитостью и скоростью индивидуального развития. Приспособленность зависит от среды. В данной среде разные фенотипы могут иметь приспособленность больше и меньше единицы, соответственно, частоты генов, ответственных за формирование первых, будут возрастать, входящих во вторые – падать, причем скорость этих частотных изменений будет тем выше, чем больше приспособленность отклоняется от единицы. Одним словом, приспособленность – это численный параметр, характеризующий выживание и дифференциальное размножение фенотипа в данной среде. Заметим, что приспособленность здесь – понятие эмпирическое, оно оценивает результат, то, насколько быстро особь развивалась, успешно выживала и интенсивно размножалась в данных конкретных условиях. Априорная приспособленность – насколько

особь приспособлена «сама по себе», вне контекста конкретных условий – понятие, которое было бы лишено смысла. Это не мешает рассчитывать теоретически ожидаемую в данных условиях приспособленность и сравнивать ее с реальной.

Слово «отбор» и соответствующее английское слово «selection» без перевода использованы в таких параметрах, как селективное преимущество, коэффициент отбора (коэффициент селекции) и селекционный дифференциал. Так по мере развития науки метафоры становятся терминами.

Итак, мы продвинулись в интерпретации названия книги Дарвина следующим образом: «Бытие изменчивости живых организмов под влиянием дифференциального размножения ...».

Борьба за жизнь

Лодейников прислушался. Над садом
Шел смутный шорох тысячи смертей.
Природа, обернувшись адом,
Свои дела вершила без затей.
Жук ел траву. Жука клевала птица,
Хорек пил мозг из птичьей головы.
И страхом переполненные лица
Ночных существ глядели из травы.
Природы вековечная давилня
Соединяла смерть и бытие
В один клубок, но мысль была бессильна
Соединить два таинства ее.

Н.А. Заболоцкий

Мы с вами следуем за названием Дарвина в русском переводе, где употреблено выражение «в борьбе за жизнь», тогда как в самом тексте перевода говорится уже о «борьбе за существование», что совершенно одно и то же. В русской литературе прижился второй вариант.

Чтобы исключить чересчур буквальное понимание этого выражения, в главу «Борьба за существование» сам Дарвин вводит специальный раздел, озаглавленный «Термин «борьба за существование» употреблен в широком смысле», в котором пишет: «Я должен предупредить, что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства» (Дарвин, 1991. С. 67). Итак, борьба за существование – тоже

всего лишь метафора, как и естественный отбор, но метафора очень важная в личной истории мыслителя Дарвина. Как говорилось выше, одним из «источников» «теории Дарвина» был труд Мальтуса, который из способности и склонности людей размножаться в геометрической прогрессии в условиях ограниченности ресурсов планеты вывел необходимость войн. Перенеся ту же логику в живую природу (вспомним его мысленный эксперимент, в котором вся поверхность Земли быстро оказывалась уставленной слонами), Дарвин пришел к идее борьбы за существование в живой природе, вечной войны всех со всеми. Метафоричность идеи борьбы за существование состоит в том, что если люди действительно способны мотивированно конкурировать или иным образом бороться друг с другом, то в биологическом мире приписать такую способность возможно лишь некоторым животным. Допустим, вряд ли кто усомнится, что сражающиеся самцы марала испытывают как минимум те же эмоции и имеют ту же цель – победить противника, что и человеческие бойцы. Но такие примеры в основном ограничиваются сферой конкуренции между самцами многих высокоорганизованных животных – вопрос, подробно рассматриваемый в другой книге Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» (Дарвин, 1953).

Все же без исключения живые существа борются за жизнь единственным доступным им способом – живут, пока существует такая возможность. Эта жизнь зачастую не носит характера прямой конкуренции (но хотя бы опосредованная конкуренция присутствует в любом случае). В связи с этим понятие «борьба за существование» вызвало большую и продолжительную критику. В частности, предпринимались попытки увидеть в природе бесчисленные случаи взаимопомощи начиная симбиозом (хотя бы гриба и водоросли у того же лишайника) и кончая самопожертвованием у социальных насекомых. В нашей стране наибольшую известность приобрела такая попытка духовного отца анархизма князя П.А. Кропоткина (1907), написавшего книгу «Взаимная помощь как фактор эволюции». Понятно, что все выявленные случаи взаимопомощи можно так или иначе свести к конкурентным преимуществам – если не самих жертвующих своей жизнью, к

примеру, муравьев, то их кровных родственников. Однако вопрос здесь не только в словах, и речь не идет о двух сторонах одной медали. Вопрос о правомочности метафоры «борьба за существование» есть вопрос об интенсивности естественного отбора, его формах и их встречаемости в природе. Этот вопрос в теории эволюции был разработан весьма детально. Мы не будем здесь углубляться в накопленное знание. Наиболее важно для нас то, что в наше время мало кто сомневается, что в эволюции огромную роль играл не только естественный отбор, но и нейтральное, случайное блуждание признаков. Однако предлагаем убедиться в том, что данный вопрос, как и масса других вопросов, так или иначе связанных с эволюцией, начал разрабатываться самим Дарвином, у которого в той или иной форме присутствуют все основные идеи.

В главе о естественном отборе чувствуется, что Дарвин готов легко объяснить отбором приобретение нового признака, но ему кажется, что естественный отбор не может быть ответственным за его исчезновение «обратно». Поэтому для объяснения исчезновения признаков Дарвин вводит роль неупотребления органа в его наследование. Например: «Измененные привычки вызывают последствия, передающиеся по наследству, как, например, изменение периода цветения растений, перенесенных из одного климата в другой. У животных усиленное употребление или неупотребление органов оказало более заметное влияние; так я заметил, что у домашней утки кости крыла весят менее, а кости ног более по отношению ко всему скелету, чем те же кости у дикой утки, и это отличие можно с уверенностью приписать тому, что домашняя утка гораздо меньше летает и больше ходит, чем ее дикие предки. ... Среди наших домашних животных нельзя назвать ни одного, которое в какой-нибудь стране не имело бы повислых ушей, и кажется вероятным высказывавшееся мнение о том, что этот факт обусловлен отсутствием упражнения ушных мускулов, так как животные эти редко подвергаются сильному испугу» (Дарвин, 1991. С. 28).

Для нас кажется очевидной простая идея, что на отказе от признака можно сэкономить ресурсы и тем самым приобрести конкурентные преимущества где-то еще. Тем самым

отбор в пользу какого-то одного органа может быть одновременно отбором против другого, в данной ситуации «менее полезного» органа. Для Дарвина этот вопрос, по-видимому, оставался не вполне ясным, хотя он и ввел особый подраздел «Компенсация и экономия роста» в главу «Законы вариации». С одной стороны, он писал: «Я подозреваю также, что некоторые выдвигавшиеся в качестве примеров случаи компенсации, а равно и некоторые другие факты охватываются более общим принципом, состоящим в том, что естественный отбор постоянно склонен экономить каждую часть организации. Если при перемене жизненных условий ранее полезный орган становится менее полезным, то уменьшение его благоприятно, так как для особи будет полезно не тратить питательного материала на построение бесполезной части. Таким образом, естественный отбор, как я полагаю, будет иметь склонность с течением времени редуцировать любую часть организации, как только благодаря переменам в образе жизни она сделается излишней; при этом он не вызывает каким бы то ни было образом усиленного развития в соответствующей степени какой-либо другой части» (Там же. С. 129). Однако далее: «И наоборот, естественный отбор может весьма преуспевать в усиленном развитии одного органа, не нуждаясь в качестве обязательной компенсации в редукации какой-нибудь смежной с ним части» (Там же. С. 129).

Казалось бы, из предпоследней процитированной фразы идея о том, что редукация ненужного органа может быть следствием отбора в пользу нужного, выведена с полной ясностью. Однако мы сталкиваемся со следующим очень показательным примером: «К тому времени, когда животное после ряда бесчисленных поколений достигло самых глубоких бездн, неупотребление глаз вызвало, на основании высказанного взгляда, более или менее полную их утрату, а естественный отбор осуществил другие изменения, например увеличение длины усиков или щупалец, как компенсацию слепоты» (Там же. С. 123). Мы видим и необходимость удлинения усиков или щупалец, и редукацию глаз, и даже идею компенсации. Однако только удлинение органов и осознание приписывается естественному отбору, а редукация глаз списывается на неупотребление. Идея самого Дарвина о

том, что отбор на удлинение одних органов сам по себе, в качестве побочного эффекта, вызовет редукацию ненужного органа через экономию ресурсов, по какой-то причине здесь им даже не упоминается.

Вот одно из рассуждений Дарвина: «Я вполне допускаю, что естественный отбор действует вообще с крайней медленностью. Он может действовать только тогда, когда в экономии природы какой-либо области есть места, которые лучше заполняются путем модификации некоторых из ее теперешних обитателей. Появление таких мест часто будет зависеть от перемен в физических условиях, которые происходят обычно очень медленно, и от предотвращения иммиграции лучше адаптированных форм. Как только некоторые из старых обитателей претерпят модификации, взаимные отношения между другими будут неоднократно нарушены, а это создаст новые места, готовые к заполнению лучше адаптированными формами, но все это будет совершаться очень медленно» (Там же. С. 99). Таким образом, Дарвин вроде бы полагает, что естественный отбор работает только тогда, когда что-то следует изменить. Однако выше сделано и несколько противоречащее этому утверждению высказывание, притом вполне знаменитое: «Выражаясь метафорически, можно сказать, что естественный отбор ежедневно и ежечасно расследует по всему свету мельчайшие вариации, отбрасывая дурные, сохраняя и слагая хорошие, работая неслышно и незаметно, где бы и когда бы ни представился к тому случай, над усовершенствованием каждого органического существа по отношению к условиям его жизни, органическим и неорганическим» (Там же. С. 81). У Дарвина мы находим и соображение, в дальнейшем получившее название эффекта Красной Королевы (героини Л. Кэролла) (Van Valen, 1973) – однажды достигнутая адаптация будет со временем обесценена адаптациями врагов и конкурентов, поэтому всем членам межвидового сообщества нужно непрерывно адаптироваться друг к другу даже для сохранения *status quo*: «Хотя Природа предоставляет для деятельности естественного отбора длинные периоды времени, они все же не беспрдельно длинны: вид будет истреблен, если не будет модифицирован и усовершенствован в такой же степени, как и другой его конкурент, так как

силы всех органических существ напряжены для захвата места в экономии природы» (Дарвин, 1991. С. 95). Понятно, что в таких условиях «напряжения сил» редукция ставшего ненужным органа будет прямым следствием отбора на повышение эффективности затрат ресурсов.

Иногда Дарвин приписывает редукцию органов и некоей общей тенденции к реверсии: «Тенденция к реверсии может часто сдерживать или предотвращать его [естественного отбора] действие; но так как эта тенденция не помешала человеку образоваться путем отбора многочисленных домашних расы, то почему бы она могла воспрепятствовать естественному отбору?» (Там же. С. 95). Впрочем, эта реверсия является у него силой, противоположной наследственности: «Большая или меньшая сила наследственности и реверсии определяет, сохранятся ли вариации» (Там же. С. 49). Нам с нашим знанием генетики кажется, что главной проблемой Дарвина должна была бы быть потеря важного признака вследствие генетического расщепления при скрещиваниях с особями, у которых он отсутствует или менее развит. Дарвину же представлялось динамическое равновесие двух сил: одна, которая вызывает определенное отклонение у индивидуума и поддерживает его у его потомков (его «наследственность»), другая же стремится все «вернуть как было».

Мы встречаем у Дарвина, и вполне в явной форме, высказанные идеи как поддерживающего отбора (который, как известно, действует постоянно), так и нейтральной эволюции, имеющей чисто случайный характер. «Части рудиментарные, по всеобщему признанию, крайне изменчивы. К этому вопросу нам еще придется вернуться; здесь я только замечу, что их изменчивость, по-видимому, является результатом их бесполезности, вследствие чего естественный отбор не в состоянии препятствовать появлению отклонений в их строении» (Там же. С. 130).

Идея возможности нейтральной эволюции высказана у Дарвина также и следующим образом: «Вариации бесполезные и безвредные не подвергаются действию естественного отбора; они сохраняются как колеблющийся элемент, как это наблюдается у некоторых полиморфных видов, либо же, в конце концов, закрепляются в зависимости от природы организма и свойств окружающих условий» (Там же. С. 79).

Заканчивая перевод названия книги Дарвина на «точный» язык и исходя исключительно от достигнутого, мы получаем: «Бытие изменчивости живых организмов под влиянием дифференциального размножения в условиях их среды обитания». Однако все мы знаем, насколько постановка настоящей проблемы важнее ее решения, и в этом смысле название книги Дарвина (конечно, на языке оригинала) представляется едва ли не наилучшим.

Влияние среды на живые существа

Выше мы убедились, что хотя высказанная Дарвином (и не только им) идея естественного отбора и произвела революционный эффект, сама по себе эта идея очень проста и даже тривиальна. Не менее простой, но едва ли не более важной была идея той огромной роли, которую имеет изменчивость. Если все мыслители до Дарвина (тот же Ламарк), а также и сам Дарвин, особенно в поздних изданиях своей книги, и конечно же многие ученые после него пытались вывести изменчивость из каких-то закономерностей, то Дарвин впервые предложил следующую модель: случайность как источник изменчивости и закономерность как то, что с этой изменчивостью «работает»: «Иные даже вообразили, будто естественный отбор вызывает изменчивость, между тем как он предполагает только сохранение таких вариаций, которые возникают и полезны существу при его жизненных условиях» (Там же. С. 79).

Впрочем, не следует спешить с приписыванием именно Дарвину идеи о случайной, спонтанной и ненаправленной изменчивости, как она видится нынешним генетикам. Он неоднократно пишет следующее: «Перемены в жизненных условиях имеют наибольшее значение в возникновении изменчивости как при прямом воздействии на организацию, так и косвенном – через воспроизводительную систему. Невероятно, чтобы изменчивость была врожденной и обязательной при всяких условиях» (Там же. С. 49). «Мы имеем хорошее основание думать, как было показано в I главе, что перемены в жизненных условиях вызывают склонность к усиленной изменчивости; в приведенных примерах в условиях происходила перемена, и это, очевидно, должно было благоприятствовать

естественному отбору, увеличивая шансы появления полезных вариаций» (Там же. С. 80). «До сих пор я иногда так выражался, будто вариации, столь распространенные и многообразные у органических существ при доместикации, и в меньшей степени у них же в природе, были обусловлены случайностью. Это выражение, конечно, совершенно неверно. Но оно помогает осознать наше незнание причины каждой отдельной вариации. Некоторые авторы полагают, что в функции воспроизводительной системы входит образование индивидуальных различий или слабых отклонений в строении, так же как и сохранение сходства детей с родителями. Но тот факт, что уклоняющиеся формы и уродства встречаются чаще при доместикации, чем в природе, а также большая вариабельность, свойственная видам широко распространенным по сравнению с видами, имеющими ограниченную область распространения, приводят к заключению, что изменчивость обыкновенно связана с жизненными условиями, которым вид подвергался в течение нескольких последовательных поколений» (Там же. С. 118).

Однако именно идея спонтанной изменчивости стала краеугольным камнем так называемой синтетической теории эволюции (СТЭ). Синтетической она названа потому, что совместила в себе учение Дарвина и развившуюся к тому времени генетику. Действительно, генетика предполагает случайность мутаций как химических событий при огромном спектре возможных их последствий.

И Дарвин, и создатели СТЭ отводили естественному отбору роль «лепить» живые существа из материала, предоставляемого изменчивостью. Однако уже создатели СТЭ отдавали себе отчет в том, что случайность участвует не только в порождении изменчивости, но и в ее дальнейшей судьбе. Выше мы приводили цитату из Дарвина, в которой он допускает нейтральную эволюцию как минимум «рудиментарных частей». Впоследствии выяснилось, что роль случайности в «отливке» живых организмов была сильно недооценена, и в формировании очень многих признаков в той или иной мере участвовала нейтральная эволюция. Однако во времена Дарвина соотношение сил было не в пользу случайности – ученые отказывались признавать ее ведущую роль в создании из-

менчивости и отказывались понимать, как на основе случайных изменений может происходить закономерная (в чем мало кто сомневался) эволюция.

Законы наследования еще не были открыты, в частности, бытовало представление, что все признаки наследуются слитно, принимая промежуточное значение у гибридов. Это сделало возможным известное возражение инженера Ф. Дженкина, опубликованное в 1867 г., что всякое полезное отклонение вследствие скрещиваний с исходным типом будет разведено почти до нуля раньше, чем будет поддержано естественным отбором в степени, достаточной для своего распространения и, как мы бы сказали сейчас, фиксации. Дарвин внес в шестое издание своего труда следующее изложение возражения Дженкина: «... Если бы родилась одна особь, изменившаяся таким образом, что ее шанс на жизнь удвоился бы по сравнению с шансами других особей, то вероятность ее выживания была бы совершенно ничтожной. Но допустим, что она выживет и оставит потомство, половина которого унаследует благоприятную вариацию; тем не менее, продолжает автор, это молодое поколение будет иметь только немного большую возможность выживания и размножения, и эта возможность будет все более уменьшаться в последующих поколениях» (Там же. С. 87). Отметим, что здесь присутствуют весьма детальные представления о наследовании признаков, причем упомянуты сразу два феномена: во-первых, здесь есть генетическое расщепление альтернативных признаков – благоприятную вариацию наследует только половина потомства; во-вторых, здесь есть наследование количественных признаков – адаптивное преимущество потомства, несущего благоприятную вариацию, будет гораздо ниже, чем у исходного носителя вариации, т. е. у потомства признак «разбавляется». Удивительно, что Дарвин, столь пространно обсуждающий всевозможные аспекты изменчивости, касается важнейших моментов наследования как бы мимоходом, даже принимая их как нечто само собой разумеющееся. Мы лишний раз видим, что значит методологическая установка исследователя. Получается, что Дарвину фактически известно и расщепление альтернативных признаков в потомстве, и наследование количе-

ственных признаков, но они ему неинтересны, и он даже не замечает, что это два разных феномена. Дарвин рассуждает исключительно в терминах тенденций и динамических процессов, он говорит об увеличении (уменьшении) и дальнейшем увеличении (уменьшении), о взаимовлиянии, о прямых и обратных связях, зачастую фактически выстраивая функциональные схемы весьма сложных биологических динамических систем. Однако для того чтобы обратить внимание на количественные соотношения или количественно охарактеризовать проявление в потомстве отдельных признаков и проанализировать их с математической точки зрения, науке пришлось дожидаться Менделя и его запоздалых последователей.

Дарвин не смог преодолеть этот «кошмар Дженкина» (отчего и назвал его «кошмаром») и был вынужден модифицировать свою теорию. В целях что-то противопоставить непрерывному разведению полезных отклонений в скрещивании с исходной формой ему пришлось в значительной степени признать прямое, закономерное воздействие среды на признаки организма. Вот несколько цитат (первую из которых мы уже приводили): «Подведем итоги относительно происхождения наших домашних рас животных и растений. Перемены в жизненных условиях имеют наибольшее значение в возникновении изменчивости как при прямом воздействии на организацию, так и косвенном – через воспроизводительную систему. Кое-что – но мы не знаем, как много – может быть приписано определенному воздействию жизненных условий» (Там же. С. 49). «Рассматривая многие мелкие различия между видами, которые, насколько наше неведение позволяет нам судить, кажутся совершенно несущественными, мы не должны забывать, что климат, пища и пр., без сомнения, оказали какое-то прямое действие» (Там же. С. 83). «Не следует, однако, упускать из виду, что некоторые довольно сильно выраженные вариации, которые никто не отнес бы к простым индивидуальным различиям, часто повторяются вследствие того, что сходная организация должна испытывать и сходные воздействия; многочисленные примеры этого явления доставляют наши домашние формы. В этих случаях, если изменяющаяся особь и не передает в действительности своим потомкам вновь приобретенного признака, то

она несомненно передает им еще более сильно выраженную склонность изменяться в том же направлении до тех пор, пока сохраняются существующие условия. Не может быть также сомнения, что тенденция к изменению в том же направлении часто бывала настолько заметной, что все особи одного вида оказывались сходно модифицированными без участия какого бы то ни было отбора» (Там же. С. 87). «С продолжительностью времени проявляется тенденция к возрастанию непосредственного воздействия физических условий жизни на общий склад каждого организма» (Там же. С. 97). Однако Дарвин хорошо понимал разницу между ненаследуемым и наследуемым влиянием среды, т. е. то, что сегодня мы называем соответственно изменчивостью в пределах нормы реакции и накопленными генетическими изменениями, и видел большую сложность в отделении одного от другого: «Когда вариация хотя бы в слабой мере полезна обладающему ею организму, то мы не в состоянии сказать, в какой мере мы должны приписать это кумулирующему действию естественного отбора и в какой мере – определенному действию жизненных условий. Так, всем меховщикам хорошо известно, что у одного и того же вида мех тем гуще и лучше, чем севернее обитает животное, но кто может сказать, насколько это различие обусловлено тем, что теплее одетые особи, как обладающие преимуществом, сохранялись в течение многих поколений, и насколько – действием сурового климата? Ведь на шерсть наших домашних четвероногих климат, по-видимому, оказывает некоторое непосредственное действие» (Там же. С. 119). А сразу же далее Дарвин как бы отходит на позиции, еще более близкие «современному дарвинизму»: «К тому же каждому натуралисту известны бесчисленные примеры видов, сохраняющих свои признаки или совсем не изменяющихся, хотя и живут в наиболее резко различающихся климатических условиях. Подобного рода соображения и побуждают меня придавать меньше значения прямому действию окружающих условий, чем склонности к варьированию, обусловленному совершенно неизвестными причинами» (Там же. С. 119).

Более того, Дарвин, как мы упоминали выше, предложил свою «временную гипотезу пангенезиса» (Дарвин, 1941), которая предполагала наследование признаков, приобретенных в ходе

жизни организма как целого – в полном соответствии с теорией Ламарка. Хотя «гипотеза пангенезиса» была изложена им в другом труде, и в «Происхождении видов...» можно найти осторожные высказывания в пользу наследования приобретенных признаков, например: «Пока еще не убедительны доказательства наследования случайных увечий, но поразительные случаи наследственной передачи последствий операций, наблюдавшиеся Браун Секаром (Brown Sequard) у морских свинок, должны заставить нас быть осторожными при отрицании этого» (Дарвин, 1991. С. 120). «В общем мы можем прийти к заключению, что привычка или употребление и неупотребление в некоторых случаях играли значительную роль в модификации конституции и строения, но их последствия широко сочетались с естественным отбором врожденных вариаций, а иногда оказывались всецело ему подчиненными» (Там же. С. 126).

Обе обсуждаемые в этом разделе гипотезы Дарвина – и закономерное влияние среды, и наследование приобретенных признаков – не нашли никакого подтверждения в природе, и в наше время эти положения считаются антидарвинистическими, относясь скорее к такому течению в теории эволюции, как ламаркизм, имеющему сейчас лишь историческое значение. (В части этих двух гипотез мы могли бы присоединиться к хору «Дарвин был неправ», однако остальные голоса, похоже, убеждены, что Дарвин был неправ во всем). Эти взгляды Дарвина и их происхождение хорошо известны и исследованы в истории науки (Тахтаджян, 1991), поэтому мы не останавливаемся на них подробно.

Возникновение биологического разнообразия. Видообразование и дивергенция

И жизни, что была привычна,
Мы изменили. Мир безбрежен,
Но месту в нем ведется счет.
Мы стали разными. Сперва
Как бы наборы общих нот
Существовали безразлично,
Но разным – разные слова
Запоминались. Слепо, вброд
Переходя через границы,
Мы изменялись. Наш исход
Уже не мог остановиться.

В.Я. Фет

Есть одно всеобщее убеждение относительно того, что хотел сделать и что сделал Дарвин, которое в равной мере разделяют и дарвинисты, и их противники (хотя на сей раз об этом ничего не сказано в самом названии книги). И дело не в том, что оно может оказаться заблуждением – вовсе нет! Однако достойно удивления, насколько оно кажется самоочевидным и не требующим какого-либо специального рассмотрения. Речь идет о том, что теория Дарвина была призвана объяснить или объяснила возникновение разнообразия живых форм, как совсем недавно стало модно говорить – «био-разнообразия». Действительно, написано ведь – «происхождение (а мы читаем – возникновение) видов» – во множественном числе. Может показаться символическим, что в английском языке слово «species» имеет тождественную форму множественного и единственного числа, так что название можно было бы прочитать и как «происхождение вида». Впрочем, нет никакого сомнения, что Дарвина волновало именно разнообразие видов, и он видел свою основную задачу в том, чтобы объяснить, как оно возникло. Одним из ключей к решению этой проблемы выступила идея эволюции о том, что виды не являются застывшими сущностями, а подвержены непрерывным изменениям. Сама по себе идея эволюции не принадлежала Дарвину и, по сути, играла у него подчиненную роль – она объясняла возникновение многообразия видов. Дарвин предложил механизм, который приводит эволюцию в действие – естественный отбор, и в этом мы сегодня видим его основную заслугу. Однако Дарвин считал, что этот же самый механизм не только приводит к изменениям видов, но и порождает их многообразие. Он полагал, что таким образом он решил задачу возникновения многообразия. Так полагают и почти все его последователи до наших дней. По сути, с этим согласно и большинство его противников – они готовы оставить естественному отбору ответственность за множество видов более или менее одинаковой организации; их больше заботит, что Дарвин не объяснил эволюцию как возникновение сложного из простого. Что, кстати, более соответствует этимологии слова «эволюция» (разворачивание), но не современному значению этого термина как любого изменения живых существ в ряду поколений,

которое он как раз и приобрел во многом благодаря Дарвину.

Пожалуй, лишь вышеупомянутый К. Поппер обратил внимание на то, что дарвинизм (даже в современном ему варианте, о чем он делает специальную оговорку) не очень-то объясняет разнообразие: «Предположим, мы нашли на Марсе жизнь, состоящую всего из трех видов бактерий с генетической организацией, сходной с земными видами. Будет ли дарвинизм на этом основании отвергнут? Ничуть. Мы скажем, что эти три вида являются единственными формами среди многих мутантов, которые достаточно хороши, чтобы выжить. И мы сказали бы то же самое, если бы нашли всего один вид (или ни одного). Таким образом, дарвинизм на самом деле не *предсказывает* эволюцию разнообразия. Поэтому он не может ее *объяснить*. Он разве что может предсказать эволюцию разнообразия в «благоприятных условиях». Но вряд ли возможно объяснить в общих терминах, что такое эти благоприятные условия, кроме того, что в их присутствии возникает разнообразие форм. И все же я взял эту теорию в ее наилучшем виде – почти в ее наиболее проверяемой форме. Можно сказать, что она «почти предсказывает» большое разнообразие форм жизни. На первый взгляд кажется, что естественный отбор его объясняет, и в некотором смысле он это делает, но едва ли научным путем» (Popper, 1988. Р. 147. *Пер. – О.К.*). Мы не можем согласиться с Поппером в том, что мы не в состоянии в общих терминах сказать, какие условия необходимы для возникновения разнообразия – ниже такие условия будут названы. В этом смысле современная теория эволюции, развившаяся на заложенной Дарвином основе, – а называть ли ее современным дарвинизмом или же нет есть вопрос достаточно праздный – вполне обладает предсказательной силой. Однако постараемся сформулировать нашу проблему в терминах менее осторожных и более четких, чем у Поппера.

Благодаря Ламарку и его последователям мы знаем, что виды изменяются во времени. Благодаря Дарвину и его последователям мы знаем, что эти изменения происходят вследствие непрерывно возникающей индивидуальной изменчивости (ее источник для нас сейчас не важен) и дифференциальной выживаемости различающихся в каком-либо отношении

индивидуумов, – мы привыкли называть это естественным отбором. Разнообразие видов пока не возникает. Мы действительно можем позволить себе помыслить даже не Марс, но Землю, населенную одним видом живых существ. Более того, на протяжении около 700 млн лет ситуация на Земле была очень близка к таковой. Ископаемые за этот период представлены почти исключительно строматолитами (греч. «слоистые камни») – окаменелыми более или менее шарообразными колониями живших на мелководьях цианобактерий (более известных как сине-зеленые водоросли). Эти совершенные существа способны к фотосинтезу, сопровождающемуся фотолизом воды, и к фиксации атмосферного азота и, фактически, живут за счет воды, углекислого газа, атмосферного азота и энергии солнечного света. В то время их никто не ел – благодаря отсутствию свободного кислорода эффективных гетеротрофов просто не существовало. Вряд ли можно сказать, сколько тогда существовало видов цианобактерий, наверняка множество, но преодолев некоторое сопротивление (происходящее от того, что мы интуитивно знаем, как и почему на самом деле все в живой природе на Земле устроено), мы можем продолжить наш мысленный эксперимент и представить, что вид был всего один. Более того, он мог эволюционировать, причем под действием естественного отбора, к примеру, сначала ему пришлось приспособливаться к отложениям на поверхностях колоний ржавчины. Дело в том, что выделяемый при фотосинтезе с фотолизом воды молекулярный кислород немедленно окислял двухвалентное железо, в больших количествах растворенное в Мировом Океане, до малорастворимого трехвалентного. Действительно, строматолиты содержат много оксида железа и окрашены соответственно. Когда около 2 млрд лет назад запасы двухвалентного железа в океане иссякли, кислород стал постепенно накапливаться в воде и атмосфере, и цианобактериям снова пришлось эволюционировать – приспособливаться к этому страшному яду. Вот вам и биологическая эволюция без биоразнообразия.

Однако мы знаем, что так не было никогда, как бы на первый взгляд ни выглядели палеонтологические свидетельства. Со времен первых находок ископаемых гигантских рептилий и

млекопитающих мы очень хорошо знаем, что виды способны вымирать. А вымерев, вид уже не может восстановиться. Поэтому великий палеонтолог Ж.Кювье полагал, что с момента сотворения мира видов на Земле становилось все меньше за счет неких постулируемых им катастроф. И со времен Дарвина мы убеждены, что один вид может дать начало двум (или более) другим. Для этого явления мы привыкли пользоваться термином *дивергенция*, причем употребляя его в гораздо более простом значении, чем у автора «принципа дивергенции» Дарвина.

Понятию дивергенции Дарвин придавал огромное значение, и дивергенции посвящена единственная иллюстрация в его книге. Отметим важное обстоятельство – дивергенция у Дарвина и дивергенция в современном научном употреблении – далеко не одно и то же. Сейчас под дивергенцией понимают приобретение некими совокупностями особей (популяциями, видами или более крупными таксонами) независимой эволюционной судьбы. Иногда (но гораздо реже) говорят и о дивергенции признака, подразумевая при этом различия по этому признаку у объектов, приобретших независимую эволюционную судьбу. Дивергенция Дарвина – это всегда одновременно и расхождение по признакам, и расхождение эволюционных линий. Дело в том, что «поздний» Дарвин – автор «Происхождения видов ...» – был убежден, что расхождение эволюционных линий является автоматическим следствием расхождения по признакам – это будет детально обсуждаться ниже (сейчас считается, что дело обстоит как раз наоборот, расхождение по признакам является следствием расхождения эволюционной судьбы). Свой «принцип дивергенции» Дарвин считал универсальным объяснением и увеличения числа видов, и накопления различий по признакам, и происхождения надвидовых таксонов посредством естественного отбора (Галл, 1991). Этот момент изложен самим Дарвином настолько подробно и ясно в специальном подразделе главы IV, что приведение цитат было бы излишним.

С нашей точки зрения: 1) механизм дивергенции был едва ли не центральной проблемой теории эволюции Дарвина; 2) Дарвин не смог решить ее удовлетворительным образом (по

крайней мере, для двуродительских форм), хотя был уверен в обратном; 3) после Дарвина эта проблема была решена.

Дивергенция в любом ее понимании означает, что виды могут «умирать» и «размножаться», а разнообразие форм (к примеру, количество одновременно существующих разных видов) может изменяться со временем – нарастать или убывать. Это максимум, что нам может гарантировать, т. е. предсказать, теория Дарвина в ее общем виде. Впрочем, сам Дарвин делал более детальные эмпирические наблюдения и теоретические предсказания, предвосхитив в них теорию экологических ниш и адаптивных зон современной экологии: «... По мере того, как образуются новые формы, многие старые формы должны вымирать, если не предполагать, что число различающихся форм может увеличиваться беспрестанно. А что количество таких форм не возросло беспрестанно, в том ясно убеждает нас геология» (Дарвин, 1991. С. 100). «М-р Уотсон возражал также, что продолжительное действие естественного отбора с дивергенцией признака могло бы повести к образованию неопределенного количества видовых форм. Что касается одних только неорганических условий, то кажется вероятным, что достаточное количество видов оказалось бы скоро адаптированным ко всем значительным различиям в тепле, влажности и т. д., но вполне допускаю, что гораздо важнее этого взаимные отношения органических существ; а так как число видов в любой стране с течением времени увеличивается, то и органические условия жизни становятся более и более сложными. Следовательно, с первого взгляда кажется, что нет предела нарастанию полезного многообразия в строении, нет предела для числа видов, которые могли бы возникнуть. Мы не знаем, насколько даже самая богатая область вполне заполнена видами; на м. Доброй Надежды и в Австралии, где имеется такое изумительное число видов, многие европейские растения натурализованы. Но геология учит нас, что с начала третичного периода число видов моллюсков, а с его середины и число млекопитающих увеличилось не намного или даже вовсе не увеличилось. Что же задерживает безграничное увеличение числа видов? Общая сумма жизни (я не разумею под этим число видовых форм), возможная на изве-

стной территории, должна иметь предел, так как она в высокой степени зависит от физических условий; отсюда, если эта территория населена очень большим числом видов, то каждый или почти каждый из них может быть представлен только незначительным числом особей, а такие виды будут подвержены истреблению вследствие случайных колебаний климатических условий или численности их врагов. Процесс истребления в таких случаях должен идти быстро, между тем как образование новых видов – всегда медленно. Представьте себе такой предельный случай, что в Англии оказалось бы столько же видов, сколько особей, и первая жестокая зима или сухое лето истребили бы много тысяч видов. Редкие виды (а при условии неограниченного возрастания их числа все виды станут редкими), согласно неоднократно поясненному принципу, образуют в пределах известного периода мало полезных вариаций; отсюда самый процесс зарождения новых видов будет замедлен ... Наконец, – и это я считаю главным – доминирующий вид, уже победивший в конкуренции многие формы на их родине, будет склонен дальше распространяться и вытеснять многие другие. А. Декандоль показал, что широко распространенные виды склонны обычно распространяться *очень* широко; следовательно, они будут обладать склонностью вытеснить и истребить некоторые виды в различных областях и, таким образом, будут задерживать беспредельный рост числа видовых форм на земле. Д-р Хукер недавно показал, что в юго-восточном углу Австралии, где, по-видимому, появилось много пришельцев из различных стран света, эндемичные австралийские виды значительно уменьшились в числе. Не берусь сказать, какое значение следует признать за этими различными влияниями, но, взятые в совокупности, они должны ограничивать в каждой стране тенденцию к беспредельному увеличению числа видовых форм» (Там же. С. 114–115).

Относительно того, что же в действительности имело место в истории жизни на Земле в глобальном масштабе, существуют лишь осторожные оценки эмпирического характера. Все живые существа имеют поразительное сходство своего тонкого устройства на молекулярном уровне, что говорит об их происхождении от единого предка. Но вряд ли мы можем говорить

об «одном предковом виде» – к тому уровню развития жизни понятие «вид» было вряд ли применимо – ведь даже к ныне живущим прокариотам оно применимо с большой натяжкой. Очевидно также, что более сложно устроенные формы изначально появлялись на основе более просто устроенных (обратный процесс также возможен), а сама сложность строения предполагает больше степеней свободы для различных конструктивных вариантов. Следовательно, общее число видов живых существ когда-то должно было в целом возрастать. Однако эту тенденцию слишком легко переоценить. Мы знаем, что по количеству видов среди всех групп живых организмов с огромным отрывом лидируют насекомые, они представляют собой очень удачный эволюционный конструктор, следовательно, число видов живых существ резко возросло с появлением насекомых. Мы также можем сказать, что с момента окончательного заселения суши общее число видов живых существ на Земле вряд ли проявляло какую-то генеральную тенденцию к изменению. Оно резко падало в моменты глобальных вымираний в силу геологических либо космических причин (а сейчас к ним могут добавиться и техногенные), после чего восстанавливалось примерно до исходного уровня. Однако заметим, что число видов – далеко не единственный способ, которым можно было бы описать биоразнообразие.

Впрочем, вернемся к причинам и механизмам дивергенции. Изложим в краткой форме, как они видятся сегодня для организмов, размножающихся двуродительским путем. По сути, в основе дивергенции лежит анизотропия эволюции: если два живых организма уже различаются по определенным признакам более определенного порога, достаточно расплывчатого и никогда заранее не известного, но, тем не менее, весьма реального, они никогда не смогут объединить свои геномы в своих общих потомках, в которых признаки могли бы снова сблизиться. Слон и лошадь не оставят потомства, жеребец и ослица – оставят, но их потомок, мул, вырастет хотя и сильным и выносливым, но бесплодным. А лошади разных пород скрещиваются без ограничений, как и лошади одной породы. Таким образом, мы обсуждаем все тот же барьер нескрещиваемости. Рассмотрению

того, какими именно бывают частные случаи барьеров нескрещиваемости, разделяемые на презиготические (предотвращают скрещивание) и постзиготические (предотвращают развитие потомства) между близкими видами, уделяется много внимания в любом учебнике по эволюции, барьеры же между отдаленными видами самоочевидны. Причины всех этих барьеров – в сложной организации живых объектов. (Кстати, прокариоты устроены хотя и совершеннее, но все же гораздо проще эукариот. И барьеры для обмена генами у них действительно гораздо слабее.) Относительно постзиготических барьеров можно заметить, что нельзя даже собрать велосипед из деталей велосипедов разных марок. Что уж говорить об объединении двух неродственных клеток – этих сложнейших биохимических механизмов! Индивидуальное развитие организма является следствием разворачивания определенной генетической программы в виде каскада регуляторных сигналов, которые провоцируют один другой. Гены включаются и выключаются в основном за счет регуляторных белков, кодируемых другими генами, которые, в свою очередь, включаются и выключаются и т. д. Все построено очень тонко, все регуляторные белки возникают в свое время и в строго определенных количествах. Если зигота от двух своих родителей получает две разные такие программы, эти две программы не столько будут пытаться работать независимо, сколько будут мешать друг другу – один и тот же или несколько различающийся регуляторный белок будет производиться программой одного родителя не тогда и не в тех количествах, чтобы корректно работать в системе от другого родителя и т. д. В результате даже если мы получаем зиготу от двух несходных родителей, ее правильное развитие невозможно, так как две разные генетические программы не понимают друг друга. Презиготические барьеры также основаны на несовместимости различающихся элементов сложной организации – поведения, скорости развития, морфологии и т. п.

В тех случаях, когда различия между родителями не достаточны для того, чтобы предотвратить гибридизацию, но достаточно существенны, чтобы у их гибридов генетические программы плохо понимали друг друга при образовании половых клеток или нарушалось бы

расхождение хромосомы в мейозе (в том числе за счет чисто структурных причин), возникает так называемая гибридная стерильность. Этот феномен был хорошо известен и Дарвину, который посвящает этому вопросу много внимания, и его утверждения можно назвать совершенно справедливыми. В частности, он подчеркивал, что близкородственные скрещивания снижают жизнеспособность потомства (явление, которое мы сегодня называем инбридингом), скрещивания между особями «разновидностей» повышают жизнеспособность потомства (то, что называется гетерозисом), а между видами часто приводит к стерильности гибридов, о чем он много пишет в главе IX «Происхождения видов ...». А в заключительной главе он, в частности, пишет: «Что касается почти общего правила, что виды при их первом скрещивании оказываются стерильными, что составляет столь замечательную противоположность универсальной фертильности разновидностей при их скрещивании, я должен отослать читателей к обзору фактов, приведенному в конце IX главы, который, мне кажется, убедительно доказывает, что стерильность столь же мало является свойством, специально дарованным видам, как и неспособность двух различных древесных пород к взаимной прививке; она является побочным следствием различий в воспроизводительной системе скрещивающихся видов» (Там же. С. 397).

Дарвин прекрасно понимал также роль сложности организации в невозможности если не объединить свои гены, то вторично принять одинаковый облик за счет конвергенции: «Форма кристалла определяется исключительно молекулярными силами, и неудивительно, что несходные вещества принимают иногда одну и ту же форму; по отношению же к органическим существам мы должны помнить, что форма каждого из них зависит от бесконечно сложных отношений, а именно: от возникших вариаций, причины которых слишком сложны, чтобы можно было их проследить; от свойств тех вариаций, которые сохранились или были отобраны, что зависит от окружающих физических условий, а еще в большей степени от окружающих организмов, с которыми каждое существо вступило в конкуренцию; и, наконец, от унаследования (элемента самого по себе непостоянного) в бесконечном ряде предков,

формы которых в свою очередь определялись такими же сложными отношениями. Невероятно, чтобы потомки двух организмов, первоначально заметно между собой различавшихся, могли сблизиться в такой степени, которая привела бы к почти полной идентичности всей их организации. Если бы это происходило, то мы встретили бы одну и ту же форму, независимо от ее генетических связей, повторяющуюся в далеко отстоящих одна от другой геологических формациях; но совокупность геологических доказательств противоречит подобным предположениям» (Там же. С. 114).

Итак, продолжим наши рассуждения. Если два организма различны по определенным признакам более некоторого порога, они не оставят потомков, в которых их признаки снова могли бы сблизиться. Откуда же берутся различия, образующие порог нескрещиваемости? Как могут организмы оказаться настолько различными, если их сколь угодно отдаленные предки были одинаковыми? Мы знаем, что наследственные признаки организмов определяются генами, и за изменением признаков, в том числе и тех, которые связаны с невозможностью скрещиваться, лежат изменения в генах. Некогда даже предполагали, что бывают такие мутации, которые за один раз изменяют множество признаков, причем так, что организм остается жизнеспособным. Одна так называемая «макрмутация» – и вот у нас в потомстве возникает сразу новый вид. «Родила царица в ночь не то сына, не то дочь, не мышонка, не лягушку, а неведому зверушку». Это называлось концепцией многообещающих монстров. Однако она не получила никакого подтверждения – подобное столь же нереально, как однократным пересмотром чертежей превратить, к примеру, самолет Ту-104 в самолет Ту-154, причем так, чтобы тот сразу полетел и не разбился. Это в полной мере осознавал и Дарвин: «Естественный отбор действует только путем сохранения и кумулирования малых наследственных модификаций, каждая из которых выгодна для сохраняемого существа; и как современная геология почти отбросила такие воззрения, как например прорытие глубокой долины одной делювиальной волной, так и естественный отбор изгонит веру в постоянное творение новых органических существ или в какую-либо большую и внезап-

ную модификацию» (Там же. С. 91). Изменение живых существ с сохранением их жизнеспособности требует тонкой и кропотливой доводки их «чертежей» – генов. Требуется много времени, последовательная замена одних аллелей разных генов другими у всех потенциально скрещивающихся индивидуумов, с тем чтобы новые сочетания аллелей разных генов не терялись бы в каждом событии мейоза. Поэтому индивидуум – неподходящий объект для рассмотрения эволюции.

Более подходящим объектом является локальная группа индивидуумов, вернее – многих поколений индивидуумов, существующая в данном месте длительное время, многократно превосходящее время жизни одного индивидуума. Индивидуальность этого объекта определяется не внутренними свойствами живых существ, а внешними причинами, прежде всего географическими и вообще топографическими, т. е. она является следствием разнообразия реальной среды, в которой живут живые организмы. Сам рельеф местности, возвышенности, речная сеть, очертания береговой линии и более мелкие детали приводят к дроблению местообитаний и изменению локальных условий. Очерченный нами объект обозначается термином *популяция* – *совокупность особей, занимающая определенное пространство (территорию) в течение времени много большего, чем время жизни одной особи, более или менее отграниченная от других подобных совокупностей и связанная реальной возможностью перемешивания генов разных особей посредством полового размножения или непосредственным перемешиванием особей в пространстве*. Можно было бы оставить только перемешивание генов, но о популяциях принято говорить и в случае самоопылителей или клонов, у которых нет полового размножения, а есть только воспроизведение своих точных копий и их миграция в пределах занимаемой группой территории.

Если обмен генами между двумя популяциями отсутствует или пренебрежимо мал (допустим, между ними горный хребет, река или просто малопривлекательное место), т. е. существуют некие *межпопуляционные барьеры*, которые определяют изоляцию популяций, то их эволюция пойдет независимо и они будут изменяться неодинаковым образом. Эти попу-

ляции, коль скоро они больше не могут обмениваться генами, приобретают независимую друг от друга эволюционную судьбу. Если это обстоятельство будет сохраняться достаточно долго (а именно – от десятков до сотен тысяч лет), то представители двух популяций, которые раньше могли скрещиваться друг с другом, после длительного периода изоляции теряют эту способность за счет разного направления происходящих в них изменений. Такие популяции становятся, наконец, разными видами, т. е. произошло *видообразование*.

Огромное внимание в теории эволюции привлекла проблема так называемого симпатрического видообразования – возможно ли видообразование без географической изоляции популяций, на основе какого-то другого изолирующего механизма, за счет различий в экологических предпочтениях, поведении, сезонности и т. п. Формально ответ положителен, но поскольку даже слабый поток генов между популяциями является фактором достаточно сильным, чтобы не допустить видообразования, то симпатрическое видообразование остается, скорее, экзотикой и случается, например, у паразитов или у растений, способных к видообразованию за счет аллополиплоидии. Вариантом симпатрического видообразования является так называемое парапатрическое видообразование – когда нарождающиеся виды хотя и разделены географически, но остаются связаны гибридной зоной и, соответственно, определенным генным потоком. Однако в большинстве детально проанализированных случаев видообразованию предшествовала хотя бы временная географическая изоляция. Следует отметить важное обстоятельство: если ранее изолированные популяции снова вступили в контакт еще до приобретения полной репродуктивной несовместимости, но гибридизация между ними ведет к понижению фертильности, а значит и приспособленности гибридов, то эта ситуация автоматически означает отбор в пользу усиления репродуктивных барьеров, действующий в гибридной зоне. Поэтому видообразование может завершаться ускоренными темпами даже в условиях ограниченного обмена генами между двумя нарождающимися видами (Barton *et al.*, 2007). Тем не менее роль географической изоляции остается ключевой в видообразовании.

Здесь мы, между прочим, получаем ответ на поставленный выше вопрос: почему виды морфологических систематиков, как правило, совпадают с видами популяционных генетиков. Ответ прост: у популяционных генетиков разные виды, как сущности, имеющие независимую эволюционную судьбу, имеют возможность накапливать любые различия, тогда как популяции одного вида, связанные тем или иным генетическим обменом хотя бы в не очень отдаленном прошлом, имеют весьма ограниченный диапазон возможных различий. Отсюда, в частности, следует, что виды в трактовке популяционных генетиков могут и не иметь морфологических различий – обстоятельство, всячески подчеркиваемое Э. Майром (1968, 1974). Это и будут так называемые виды-близнецы. На практике виды-близнецы действительно нередко обнаруживаются там и здесь, особенно в наш век исследования молекулярных маркеров, но в целом все же получается, что виды как независимо эволюционирующие объекты, как правило, «охотно пользуются своей принципиальной возможностью» иметь различия, заметные для глаза систематика.

Все эти рассуждения, как и само понятие «биологический вид», не касаются однородных форм жизни. У таких организмов изменчивость непрерывно порождает континуум форм, связанных более или менее плавными переходами. Достаточно посмотреть на последнюю объемистую обработку таких апомиктов, как ястребинка (Шляков, 1989а) и ястребиночка (род, не так давно выделенный из предыдущего) (Шляков, 1989б), включающие в сумме 663 вида, чтобы увидеть, какого монстра может породить попытка применения традиционной типологической ботанической систематики к апомиктам. По сути, у таких живых существ нет дивергенции, так как вместо ветвления филетических линий у них идет их «раздувание». Чаще всего присутствует континуум форм, причем вытеснения «наиболее приспособленными» вариантами всех остальных, как полагал Дарвин, как правило, не наблюдается. Однако на большом отрезке эволюционного времени оказывается, что лишь немногим элементам континуума посчастливилось оставить эволюционных потомков, так что мы опять-таки можем говорить о дивергенции в конечном

итоге. Можно пойти дальше и утверждать, что у однородительских форм каждый индивидуум есть «биологический вид» – поскольку обмен генами между индивидуумами исключен, и каждая из них представляет собой изолированный генофонд и является единицей эволюции.

Обобщая все вышесказанное, мы приходим к тому, что дивергенция у двуродительских форм возможна и происходит благодаря двум обстоятельствам – сложности организации живых объектов (следствием которой являются барьеры нескрещиваемости) и неоднородности физической среды их обитания. В ходе этого рассуждения нам понадобились наши представления, с одной стороны, о генетике и генетической программе развития, с другой – о популяциях и популяционной генетике. Ничего из этих областей знаний во времена Дарвина еще не существовало. Но в его труде можно усмотреть все эти учения в зародыше.

В частности, в «Происхождении видов ...» Дарвин вполне признавал роль репродуктивной изоляции: «Но если ареал велик, его отдельные участки почти наверное будут представлять различные жизненные условия, и тогда, если один и тот же вид будет подвергаться модификации в различных участках, то их вновь образовавшиеся разновидности будут скрещиваться на его границах. Но мы увидим в VI главе, что промежуточные разновидности, обитающие в промежуточных областях, будут в конце концов вытеснены одной из смежных разновидностей. Скрещивание будет все более действовать на животных, спаривающихся для каждого рождения, ведущих бродячую жизнь и не очень быстро размножающихся. Отсюда, у животных такого рода, как например у птиц, разновидности обычно должны быть приурочены к изолированным друг от друга странам, и так оно и оказывается на деле» (Там же. С. 95). Однако роль географической изоляции в «Происхождении видов ...» была, с нашей точки зрения, явно недооценена: «Изоляция также является важным элементом в модифицировании видов посредством естественного отбора. В ограниченном или изолированном ареале, если он не очень велик, органические и неорганические условия жизни будут обычно почти однородными, так что естественный отбор будет склонен модифицировать всех варьирующих особей того же вида

в одном и том же направлении. Скрещивание с обитателями окружающих областей будет тем самым также предотвращено. Мориц Вагнер (Moritz Wagner) недавно издал интересный труд, касающийся этого вопроса, и показал, что значение изоляции в предотвращении скрещивания вновь образовавшихся разновидностей, вероятно, важнее даже, чем я предполагал. Но на основании уже указанных мною причин я ни в каком случае не могу согласиться с этим натуралистом в том, что миграция и изоляция – необходимые элементы в процессе образования новых видов» (Там же. С. 96). В этом Дарвин опять-таки оказался не прав.

Однако выясняется, что первоначально, в 1840-е годы, Дарвин отводил географической изоляции ведущую роль в видообразовании и, по сути дела, применял популяционный подход, т. е. его взгляды были гораздо ближе современным. Об этом свидетельствуют его ранние, не публиковавшиеся при жизни рукописи, а также переписка с ботаником Хукером, что убедительно продемонстрировано Я.М. Галлом (1991) в статье, сопровождавшей издание русского перевода «Происхождения видов ...» в серии «Классики науки». По-видимому, представления о важности географической изоляции сложились у Дарвина еще во время его знаменитого путешествия, в частности в результате работы на Галапагосских островах. В письме Дж. Хукеру 1844 г. Дарвин пишет: «По отношению к естественному творению или созданию новых форм я говорил, что изоляция, по-видимому, есть главный элемент. Следовательно, по отношению к наземным обитателям необходимо иметь в виду путь страны, каким в последние геологические периоды суша подразделялась и превращалась в острова. В этот период и создавалось более всего форм. ... географическое распространение видов всех органических существ, мне кажется, указывает на то, что изоляция является главным спутником или причиной появления новых форм» (цит. по: Галл, 1991. С. 462). В 1850-е годы Дарвин пересмотрел свою позицию, разрабатывая концепцию естественного отбора, уделяя все больше внимания индивидуальному успеху живых существ, их взаимодействию между собой (пресловутой «борьбе за существование»), Дарвин пришел к выводу, что естественный отбор способен не только

«улучшать», но и «разделять» виды. Теперь ему понадобились механизмы, позволяющие избавиться от континуума форм между двумя дивергирующими сущностями: «... если виды произошли от других видов путем тонких градаций, то почему же мы не видим повсюду бесчисленных переходных форм? Почему вся природа не представляет хаоса, вместо того чтобы виды были, как мы это видим, хорошо разграничены?» (Дарвин, 1991. С. 143).

Дарвину казалось, что он нашел такой механизм, о чем он и говорит в главе IV. Переводя его пространные рассуждения на эту тему в современные термины, идея Дарвина состоит в том, что однородная популяция из соображений повышения общей энергетической эффективности будет сегрегировать на группы особей с разными экологическими нишами, поскольку разные особи не будут так сильно конкурировать. По мере накопления наследственных приспособительных различий разошедшиеся особи потеряют способность скрещиваться. Причем не специально из каких-то дополнительных выгод (Дарвин подчеркивает, что НЕ скрещиваться скорее НЕ выгодно, чем выгодно), а в качестве побочного эффекта. Мы видим, что и здесь Дарвина подстерегает старый знакомый – кошмар Дженкина, поскольку остается неясным, как в ряду поколений особи будут накапливать различия в одном направлении, не теряя их в каждом поколении, скрещиваясь с особями, выбравшими другие пути специализации. Чтобы как-то преодолеть эту проблему, Дарвину нужно было вымирание промежуточных форм, через которые еще сохранялся генетический обмен между «уклонистами». С его точки зрения, их вымирание неизбежно, потому что уклонисты поджимают их со всех сторон: «Всякая форма меньшей численности, как уже было замечено, имеет больше шансов быть истребленной, чем форма многочисленная; а в данном частном случае промежуточная форма особенно подвергается вторжениям близкородственных форм, обитающих по обе стороны от нее. Но еще важнее следующее соображение: во время процесса дальнейшей модификации, в результате которого две разновидности предположительно преобразованы и усовершенствованы до уровня двух различных видов, эти две разновидности, представленные большим числом особей и на-

селяющие большие площади, будут иметь значительное преимущество над промежуточной разновидностью, малочисленной и живущей в узкой промежуточной зоне. Преимущество их состоит в том, что более богатые особями формы будут иметь во всякий данный период большую возможность представлять естественному отбору дальнейшие благоприятные вариации для их распространения, чем более редкие формы, представленные меньшим числом особей» (Дарвин, 1991. С. 146).

Расчет любой самой простой популяционно-генетической модели показал бы, что в этой картине концы с концами не сходятся, и «преобразуемые и усовершенствуемые разновидности» рассыпались бы за счет скрещиваний быстрее, чем успели бы кого-то вытеснить. Но Дарвин пользовался лишь двумя научными методами – наблюдением и рассуждением. И они дали ему очень много, и не только ему, поскольку все подобные идеи после Дарвина были развиты в различных областях биологии.

Видообразование и его следствие – дивергенция (различие этих терминов состоит в том, что первый применяется только к популяциям, достигшим уровня разных видов, а второй – к общностям произвольного уровня: можно, к примеру, говорить о том, что некогда произошла дивергенция человека и шимпанзе, животных и растений, прокариот и эукариот) преподносят нам две казуистические проблемы, современные ответы на которые определяются не логикой (которая не дает ответа), а эмпирикой – тем, что в основном происходит в действительности.

Первая казуистическая проблема видообразования – когда вид разделился на два – появилось ли два новых вида вместо одного старого, или к старому добавился новый? Раньше вопрос считался некорректным и предлагалось говорить о видах только в каком-то определенном временном срезе. Но потом выяснилось, что при образовании нового вида обычно небольшая изолированная популяция, как правило, на периферии ареала вида, довольно быстро (всего за каких-то несколько десятков или сотен тысяч лет – время, вполне достаточное с точки зрения популяционной генетики, но с палеонтологической точки зрения – мгновение) видоизменяется и в условиях изоляции преобразуется в новый вид, а старый вид при этом остается без измене-

ний, поскольку он стабилизирован внутренним генным обменом. Зачастую появившийся на периферии дочерний вид, уже не скрещивающийся с родительским и, нередко занимающий уже несколько отличающуюся экологическую нишу, распространяется поверх ареала старого. Кстати, как мы уже привыкли, почти идентичное этой современной точке зрения высказывание мы находим у Дарвина: «... Всякая вновь образовавшаяся разновидность вначале будет всегда локальной; для разновидностей в естественных условиях это кажется правилом; таким образом сходно модифицированные особи будут вскоре существовать небольшими группами и нередко сообща размножаться. Если новая разновидность окажется преуспевающей в битве за жизнь, то она станет медленно распространяться из центральной области, конкурируя с неизменившимися особями и побеждая их на границах все разрастающегося круга» (Там же. С. 88). Здесь даже упоминается общее размножение – фактически изоляция и отсутствие обмена генами с остальными представителями вида. Вот еще одно высказывание Дарвина на близкую тему: «Наконец, изоляция предоставит вновь образующейся разновидности необходимое время для медленного улучшения, что иногда может быть весьма важно. Если же изолированная площадь будет мала, потому ли, что она ограждена препятствиями, или в силу исключительности ее физических условий, общее количество ее обитателей будет мало, и это замедлит образование новых видов посредством естественного отбора, так как уменьшатся шансы на появление благоприятных изменений. ... Продолжительность времени сама по себе не содействует и не препятствует естественному отбору. ... Продолжительность времени имеет значение лишь настолько – и в этом смысле ее значение велико, – насколько она повышает вероятность появления благоприятных вариаций, их отбора, кумулирования и закрепления» (Там же. С. 96).

Здесь уместно подчеркнуть различия взглядов Дарвина и современных эволюционистов: малое количество обитателей действительно замедляет эффективность естественного отбора, но оно же усиливает случайный дрейф генов, который имеет важную роль в потере возможности успешного скрещивания с родительским видом.

Фактически, отдельным видом (изолированным генофондом) нашу популяцию делают именно подобные нейтральные процессы, иногда в сочетании с половым отбором (в случаях, когда «отдрейфовывает» система распознавания половых партнеров). Поэтому необходимое время требуется не столько для медленного улучшения, сколько для медленной потери узнавания. Приобретение репродуктивной изоляции более эффективно именно в малых популяциях. Естественный отбор же более эффективен если не при малых численностях, то на малых территориях, имеющих однородные условия. А вот виды с большими ареалами эволюционируют крайне медленно, потому что усилия отбора в разных частях ареала сводятся на нет генными потоками. В данном случае у Дарвина мы находим утверждение совершенно противоположное: «Хотя изоляция имеет большое значение в образовании новых видов, в общем я склоняюсь к убеждению, что обширность ареала еще важнее, особенно для образования таких видов, которые могли бы сохраниться на долгое время и широко распространиться. На большом и открытом пространстве не только повышается вероятность возникновения благоприятных вариаций благодаря многочисленности проживающих здесь особей одного и того же вида, но и сами по себе условия существования гораздо более сложны вследствие многочисленности уже существующих видов; а если некоторые из тех видов будут модифицированы и усовершенствованы, то и остальные должны также усовершенствоваться в соответствующей степени, иначе они будут истреблены. Каждая новая форма, как только она значительно усовершенствована, сможет распространиться по открытому и непрерывному ареалу, конкурируя таким образом с многими другими формами. Наконец, я прихожу к заключению, что, хотя небольшие изолированные ареалы в некоторых отношениях были крайне благоприятны для образования новых видов, тем не менее в обширных ареалах модификации в большинстве случаев совершались быстрее и, что еще важнее, образовавшиеся здесь новые формы на больших ареалах и уже победившие многих соперников более способны широко расселяться и, следовательно, образовать наибольшее число новых разновидностей и видов» (Там же. С. 97).

Заметим, что все это совершенно справедливо для одноклеточных форм, у которых в размножении всегда участвует только одна особь. Фактически многие радикальные отличия современной теории эволюции от взглядов Дарвина касаются лишь такого странного исключения, как двуродительские эукариоты. Но это «исключение» включает большую часть одноклеточных эукариот и растений и подавляющее большинство животных. Происхождение и успех двуродительских форм и полов связаны с преимуществами, которые дает генетическая рекомбинация, но мы не будем здесь касаться этой сложной и интереснейшей проблемы.

Однако Дарвин упорно верил в то, что и у видов, требующих для размножения двух особей, благоприятные вариации могут, усиливаясь, превращаться в разновидности и, наконец, в виды, находясь среди исходного вида, за счет одной лишь своей успешности. По-видимому, он не только не мог избавиться от кошмара Дженкина – проблемы скрещивания с неизменными особями, но и не увидел всех последствий этого серьезного возражения.

Опять-таки выясняется, что в 1840-е гг. Дарвин стоял на позициях, почти идентичных теории прерывистого равновесия, что признавали и сами создатели последней, С. Гулд и Н. Олдридж, считая, что наилучшие условия для образования нового вида имеет маленькая изолированная популяция. Я.М. Галл (1991. С. 461) пишет: «Его трактовка межвидовой борьбы напоминает современную идею видового отбора, сформулированную в рамках концепции прерывистого равновесия». Однако, развивая теорию естественного отбора и дивергенции, Дарвин склонился к тому, что новые виды успешнее порождаются большими процветающими видами с обширными непрерывными ареалами.

Переходим ко второй казуистической проблеме видообразования: если какой-то вид все изменяется и изменяется, но на два упорно не делится – остается ли он одним и тем же видом? А если он изменился очень сильно? Раньше было принято считать, что вопрос, конечно, некорректный, но если он изменится «достаточно», то, значит, образовался новый вид – произошла так называемая филетическая эволюция. Другими словами, если бы мы взяли по особи из прошлого и будущего, они повели

бы себя как разные виды. Сейчас известно, что такие случаи действительно бывают, но относительно редки. Оказалось, что виды существуют почти без изменений довольно долго – обычно от одного до нескольких миллионов лет. Этот феномен был назван эволюционным стазисом (причины которого упомянуты выше – процветающий вид с большим цельным ареалом не может быстро эволюционировать). Но рано или поздно вид вымирает, так как сталкивается с несовместимыми с его существованием изменениями среды. При этом новые виды образуются в гораздо более сжатые сроки – обычно от десятков до сотен тысяч лет. Данная концепция, основанная на эмпирических данных палеонтологии и в дальнейшем получившая эволюционно-генетическую интерпретацию, получила название «концепция прерывистого равновесия» (*punctuated equilibria*) (Eldredge, Gould, 1972; Stanley, 1982; Бердников, 1990; Coyne, Orr, 2004). Получается, что виды, подобно индивидуумам, размножаются, живут и умирают и так же, как индивидуумы, могут конкурировать и подвергаться естественному отбору, в данном случае отбору на уровне видов (Stanley, 1979; Бердников, 2003).

Конечно же, у Дарвина мы находим и отбор на уровне видов: «Таким образом, борьба за образование новых модифицированных потомков будет происходить главным образом между большими группами, стремящимися увеличить свою численность. Одна большая группа будет медленно одолевать другую большую группу, сокращая ее численность и тем снижая вероятность ее дальнейшего изменения и совершенствования. В пределах одной и той же большой группы позднее образовавшиеся и более совершенные подгруппы из числа ответвляющихся и захватывающих новые места в экономике природы будут постоянно склонны замещать и истреблять более старые и менее совершенные подгруппы. Малые и расчлененные группы и подгруппы, наконец, совершенно исчезнут. Заглядывая в будущее, мы можем предсказать, что группы органических существ, теперь обширные и доминирующие и в то же время наименее расчлененные, т. е. наименее пострадавшие от вымирания, будут еще долго разрастаться. Но за какими группами в конечном счете останется превосходство, никто не может предсказать,

потому что, как мы знаем, многие группы, ранее наиболее экстенсивно развитые, теперь уже вымерли. Заглядывая в еще более отдаленное будущее, мы можем предсказать, что благодаря продолжительному и постоянному разрастанию больших групп множество более мелких групп будет окончательно уничтожено и не оставит модифицированных потомков, вследствие чего из видов, живущих в какой-нибудь определенный период, только очень немногие сохраняют потомство в отдаленном будущем» (Дарвин, 1990. С. 110).

Все же следует признать, что вместе с представлением о видах как об изолированных генофондах наша картина эволюции (двуродительских форм) снова стала проще той, которая открылась Дарвину, – со всеобщей изменчивостью, вездесущим естественным отбором, континуумом различий между живыми существами неопределенного таксономического ранга, поверх которых парадоксальным образом вырисовывались достаточно очевидные общности, прежде всего виды: противоречивый, живой, огромный и величественный мир Природы. Чем-то подобным представляется сегодняшнему ученому и книга Дарвина «Происхождение видов ...» – огромная по объему, написанная ясным, обстоятельным, неспешным, литературно безупречным языком – книга, в которой излагается скорее не результат мышления автора, но ее процесс. Книга, хорошо структурированная в своем изначальном плане, но проявляющая признаки фрактала, поскольку в каждой точке текста обсуждаемое явление заставляет задуматься и о множестве других, о которых речь вроде бы должна идти в других главах, так что в каждом абзаце, как «в капле воды», отражается вся книга в целом. Так сейчас не пишут. Тексты в современной науке до предела сжаты, логически структурированы почти до уровня компьютерной программы. Однако следует заметить, что все это – неизбежное следствие огромного объема научной литературы в целом, в особенности в биологических науках, а вот в том, что биология стала такой огромной наукой, – весьма велик вклад той самой книги Дарвина. Заметим, что в одном обстоятельстве труд Дарвина удовлетворяет требованиям к современным научным работам – в его названии и оглавлении фактически заключается большая часть содержания.

Мы надеемся, что наше беглое рассмотрение это продемонстрировало.

Благодарности

Авторы благодарны А.Н. Кузнецову и А.В. Куприянову за плодотворные дискуссии, следствием которых и явилась данная статья.

Литература

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. Уч. пос. для вузов. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
- Бердников В.А. Основные факторы макроэволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990, 253 с.
- Бердников В.А. Отбор на скорость эволюции как один из факторов, определяющих строение многоклеточных // Экол. генетика. 2003. Т. 1. С. 59–66.
- Галл Я.М. К истории создания «Происхождения видов ...» // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872). СПб: Наука, Санкт-Петербургское отд-ние, 1991. С. 457–488.
- Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.; Л.: ОГИЗ-СельхозГИЗ, 1941. 544 с.
- Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор // Сочинения. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 39–658.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872). Санкт-Петербург: Наука, Санкт-Петербургское отд-ние, 1991. 539 с.
- Кропоткин П.А. Взаимная помощь как фактор эволюции. Пер. с англ. В.П. Батурина / Под ред. автора. Единственное издание, разрешенное для России автором, пересмотренное и дополненное им. СПб., изд-е товарищества «Знание», 1907. СПб: Изд-во товарищества «Знание», 1907. [8]. 352 с.
- Линней К. Философия ботаники. Пер. с лат. / Изд. подгот. И.Е. Амлинский. М.: Наука, 1989. 456 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Макашева Р.Х. Горох // Культурная флора СССР. IV. Зерновые бобовые культуры. Часть 1. Л.: Колос, 1979. 324 с.
- Малинин А.М. Латинско-русский словарь. 2-е изд.

- М.: Гос. изд-во иностр. и национальных словарей, 1961. 763 с.
- Тахтаджян А.Л. Дарвин и современная теория эволюции // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872). СПб: Наука. Санкт-Петербургское отд-ние, 1991. С. 489–522.
- Фейерабенд П. Избранные труды по методологии науки. Пер. с англ. и нем. А.Л. Никифорова / Общ. ред. и вступ. ст. И.С. Нарского. М.: Прогресс, 1986. 542 с.
- Шляков Р.Н. Ястребинка – *Hieracium* L. // Флора Европейской части СССР. Т. VIII. Покрытосеменные, двудольные / Под ред. Н.Н. Цвелева. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989а. С. 140–299.
- Шляков Р.Н. Ястребиночка – *Pilosella* Hill. // Флора Европейской части СССР. Т. VIII. Покрытосеменные, двудольные / Под ред. Н.Н. Цвелева. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989б. С. 140–299.
- Barton H., Briggs D.E.G., Jonathan A.E. *et al.* Evolution. Cold Spring Harbor, N.Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007. 833 p.
- Coyne J.A., Orr H.A. Speciation, Sinauer Associates, Sunderland, MA, 2004.
- Eldredge N., Gould S.L. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in Palaeobiology / Ed. T.J.M. Schopf. Freeman, Cooper and Co., San Francisco, 1972. P. 82–115.
- Larsen T.B. Provisional notes on migrant butterflies in Lebanon // Atalanta. 1975. Bd. 6. Heft 2. S. 62–74.
- Popper K. Darwinism as a metaphysical research program // But Is It Science? The philosophical question in the creation/evolution controversy / Ed. M. Ruse. Buffalo, N.Y.: Prometheus Books, 1988. P. 144–155.
- Stanley. Macroevolution. San Francisco, 1979.
- Stanley. Macroevolution and the fossil record // Evolution. 1982. V. 30. P. 460–473.
- Van Valen L. A new evolutionary law // Evolutionary Theory. 1973. V. 1. P. 1–30.

WHAT DID DARWIN WRITE ABOUT?

O.E. Kosterin¹, T.D. Kolesnikova²

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia e-mail: kosterin@bionet.nsc.ru;

² Department of Molecular and Cellular Biology, Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: trotsenk@bionet.nsc.ru

Summary

«The Origin of Species ...» by Charles Darwin is a large book containing numerous fruitful ideas in diverse aspects of biology, not fully free of contradiction, which were proposed in the context of biology of mid- XIX century and formulated in a characteristic manner of scientific literature of that time. As a result, frequent appeals to this primary source as a herald of the point of view of modern Darwinism (especially in the context «if Darwin was right?») may be misleading, mostly do to change in the sense of many terms and notions, as a rule towards its narrowing. Even the very title of the famous book needs some interpretation nowadays. The paper is an attempt of discursive comparison of some basic notions of Darwin's theory of evolution (at the moment of the last edition of «The Origin of Species ...») and those of the modern evolutionary theory descending from it.