ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА:

ЛАМАРК и ДАРВИН в современных исследованиях

СБОРНИК ТРУДОВ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ
[SBORNIK TRUDOV ZOOLOGICHESKOGO MUZEYA MGU]
том L

ARCHIVES OF THE ZOOLOGICAL MUSEUM
OF MOSCOW STATE UNIVERSITY
vol. L

Главный редактор: **М.В. Калякин**
Editor-in-Chief: **M.V. Kalyakin**

Редакторы тома: **А.В. Свиридов, А.И. Шаталкин**
Editors of this volume: **A.V. Sviridov, A.I. Shatalkin**

Настоящее издание посвящено 200-летнему юбилею выхода в свет книги Ламарка «Философия зоологии», 200-летию со дня рождения Дарвина и 150-летнему юбилею публикации его книги «Происхождение видов путем естественного отбора». Материалы книги вносят ряд принципиально новых оценок в понимание эволюционных взглядов Ламарка и Дарвина. Рассмотрен также ряд актуальных проблем систематики и зоогеографии. Проанализированы процессы поли- и олигомеризации в эволюции губоногих многоножек и пути эволюции крыла в разных группах Aculeata, связанные с уменьшением размеров тела насекомого. На примере голожаберных моллюсков дорид и иглокожих из класса офиур рассмотрена проблема соотношения онтогенеза и эволюции. Выявлены особенности дивергенции ящериц в аридных областях палеарктической Азии, а также эколого-географические тренды в окраске хищных птиц. По результатам анализа межвидовой и внутривидовой изменчивости черепа и его отдельных элементов в модельных группах млекопитающих выяснена роль адаптаций на начальных этапах морфологической дифференциации; изучены также различные внутривидовые формы изменчивости и их соотношение и преемственность у псовых.

The present book is dedicated to 200-year anniversary of publication of Lamarck's *Philosophie zoologique*, the 200-year anniversary of Darwin, and the 150-year anniversary of Darwin's *On the Origin of Species by Means of Natural Selection.* Materials of the book present a number of essentially new views on understanding of evolutionary concepts of Lamarck and Darwin. A number of urgent problems of systematics and zoogeography are also considered. Problems of relationship between ontogenesis and evolution on the example of Doridacea sea slugs and Ophiuroidea echinoderms, as well as processes of poly- vs. oligomerisation in evolution of Chilopoda are analysed. Ways of wing evolution in different groups of Aculeata at reduction of the body size are reconstructed. Differentiation of lizards of the *Phrynocephalus guttatus* complex in desert areas of Palaearctic Asia and ecologo-geographical trends in coloration of birds of prey are described. The results of analysis of interspecific and intraspecific variability of skull and its elements in model groups of mammals allowed to reveal the role of adaptations at the initial stages of morphological differentiation. Various intraspecific forms of variability and their relationship and succession in Canidae are studied.

На обложке изображена первая дарвиновская схема эволюционного дерева
(*First Notebook on Transmutation of Species*, 1837)

ISSN 0134-8647
ISBN 978-5-87317-617-5

© Коллектив авторов, текст, иллюстрации, 2009
© Зоологический музей МГУ, 2009
© Т-во научных изданий КМК, издание, 2009

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 7

А.И. Шаталкин. Ламарк и Дарвин. На пути к синтезу 13

И.Я. Павлинов. Освоение систематикой эволюционной идеи в XIX столетии 67

Г.Ю. Любарский. Как сегодня понимают теорию эволюции 117

А.В. Мартынов. От онтогенеза к эволюции: систематика в ожидании смены парадигмы 145

Арк.А. Шилейко. Процесс образования сегментов у губоногих многоножек (Chilopoda) и его эволюционное значение 231

А.В. Антропов. Минимизация размеров тела и направления эволюции жилкования крыльев у жалящих перепончатокрылых насекомых (Insecta: Hymenoptera: Aculeata: Apoidea) (Опыт функциональной интерпретации) 247

Е.А. Дунаев. Систематика и палеогеография: концептуальный синтез на примере *Phrynocephalus* (superspecies *guttatus*) (Reptilia: Agamidae) 275

А.А. Мосалов, Е.А. Коблик. Эколого-географические тренды окраски оперения хищных птиц (Aves: Falconiformes) как отражение их эволюционной биогеографии 299

О.Г. Нанова. Преемственность между формами изменчивости морфометрических признаков псовых (Mammalia: Canidae) ... 323

Е.Г. Потапова. Внутривидовая изменчивость морфофункциональных систем черепа в связи с вопросом о роли адаптаций на начальных стадиях таксономической дифференциации 337

Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин
в современных исследованиях. Сборник трудов
Зоологического музея МГУ. Том 50. 2009. С. 13–66.

ЛАМАРК И ДАРВИН. НА ПУТИ К СИНТЕЗУ

А.И. Шаталкин

Зоологический музей МГУ, ул. Большая Никитская, 6,
Москва, 125009, Россия.
e-mail: shatalkin@zmmu.msu.ru

LAMARCK AND DARWIN. TOWARDS A SYNTHESIS

A.I. Shatalkin

Zoological Museum, Moscow State University,
Bol'shaya Nikitskaya str. 6, 125009, Moscow, Russia.

The new understanding of Lamarckian evolutionary doctrine which completely breaks off with the tradition of *Philosophie zoologique* reading which has developed in XX century is stated.

In days of Lamarck the concept of heredity was not in language of a science. It began to be formed with the advent of the doctrine of Darwin. The concept of the nature in its constructive understanding was used instead of heredity and it differed from the last in the following. First, it concerned constant generic and species attributes and for this reason has not been connected with observable variability. The concept of variability has entered scientific turnover owing to works of Darwin, Spencer and Galton. It describes intraspecific attributes. From this point of view the nature and heredity have not crossed domains of definition which correspond in one case to generic attributes, in the other — to changeable intraspecific attributes. Second, intraspecific attributes assume an opportunity of studying from the point of view of character variability which can be inherited in one case, or not inherited in other cases. Variability forms, thus, the basis of the concept of heredity. Lamarck built the evolutionary theory on the concept of nature which he considered as the reason of essential similarity in generic and species attributes.

In XVII–XVIII centuries the nature was considered from two essentially different positions, first, from the predicative point of view bringing to a focus its set-theoretical aspect, and, second, from the

constructive point of view seeing natural objects as the working structure, a mechanism. The result of predicative studying of organisms was natural system. In the constructive plan the nature is considered from the point of view of its real existence and development. They considered that the nature is uniform and is subject to certain laws showing expression in interaction of natural bodies. As the nature, including the nature of an organism, reflects real processes and as the latter are defined by structure of objects and by interaction of their elements, the concept of heredity, as it has historically developed, cannot be applied to such phenomena existing and developing owing to laws. Therefore, in studying the nature of an organism the primary goal was seen in finding out laws of development and establishment of generic attributes in ontogenesis. It is the point of view of Lamarck and it was expressed in the so-called physiological concept of heredity as it was named by F.R. Lillie. Morgan adhered and protected the physiological concept of heredity during the first period of scientific activity. It finally has not received development and was revived only recently in ideas of epigenetics.

The concept of the nature of Lamarck and its contemporaries was in many respects naturphilosophical, the extremely indistinct and inexact. By the end of XIX century this constructive understanding of the nature has been lost. Many began to see in it an unnecessary metaphysical complication of the picture of the World. Only predicative understanding of the nature as the inhabitancies, the world surrounding us in its enumeration was kept. Therefore, it is quite natural that, instead of Lamarckian evolutionary model, the more exact model of Darwin-Mendel based on stricter concept of a gene has come. As a result, a simplification of the theory of Lamarck has occurred. Moreover, as they have started to explain Lamarck's ideas within the limits of this new cognitive model, everything that Lamarck wrote seemed erroneous. This simplification of evolutionary doctrine of Lamarck has most boldly manifested itself in translations of its second law. In English and especially in German editions of *Philosophie zoologique* they have been given with distortion which essentially changed the sense of what Lamarck wished to tell.

Actually the cognitive models developed by Lamarck and Darwin, are based on independent concepts of the nature and heredity and consequently, as descriptions of the same realities, are capable to supplement each other. It is possible to agree with Yves Delage that both doctrines (Darwinism and Lamarckism) are not alternatives and

their synthesis in a uniform theory is possible. The developed statement and substantiation of the given conclusion are given.

Предисловие

О Чарльзе Дарвине, двойной юбилей которого (200-летие со дня рождения и 150-летие выхода в свет «Происхождения видов») мы празднуем в этом году, много писали и пишут. Меньше говорят о другом выдающемся ученом, стоявшем у истоков эволюционного движения. Двести лет тому назад Жан Батист де Ламарк издал книгу «Философия зоологии». Выдающееся творение французского гения пережило все: и начальное неприятие, и последующее искажение ключевых идей, и свой временный триумф, и, наконец, новое забвение. Так сложились обстоятельства, что Ламарк и его последователи, когда-то задававшие тон в биологии, по существу были отодвинуты на обочину интеллектуального прогресса. Судьба не всегда была благосклонной и к самому Ламарку. И сейчас, если и отдают должное личности Ламарка, то делают это скорее по формальным соображением. Какое еще может быть отношение к человеку, проигравшему в глазах научного сообщества «интеллектуальную борьбу» Ч. Дарвину.

В 1909 г. к столетнему юбилею *Философии зоологии* в Jardin des plantes был открыт памятник Ламарку. На его открытии известный зоолог, автор фундаментального труда по теориям наследственности Ив Делаж (Yves Delage) произнес знаменательную речь, некоторые места которой поучительно привести (цит. по Лункевич, 1960: 272–373):

«– Ламарк! Дарвин! — так начал Делаж. «Из этих двух людей сделали два термина какой-то антитезы. Стоят или за одного, или за другого. Высказаться за первого — значит объявить себя против второго. Их противопоставляют друг другу; их сравнивают, точно двух атлетов на арене олимпийских игр, чтобы решить, кому отдать пальму первенства».

«Было бы справедливее видеть в них двух борцов за одно и то же дело, сражавшихся во имя торжества одной и той же идеи и имеющих одинаковое право на нашу признательность».

«Перестанем же противопоставлять друг другу этих двух гениев. Перестанем умалять достоинство этих двух колоссов… Оставим каждому его славу! — Laissons à chacun sa gloire!».

Этот призыв Ива Делажа нашел понимание лишь через сто лет. В последние годы в связи с впечатляющими достижениями молекулярной биологии произошел качественный (можно сказать революцион-

ный) скачок в понимании проблем эволюции. И в этом новом движении эволюционного учения имя Ламарка упоминается все чаще и чаще.

Идущая смена парадигмы в эволюционной биологии — важный стимул к тому, чтобы снова, но уже новыми глазами прочитать творения наших классиков, в том числе *Философию зоологии* Жана Батиста Ламарка — первую книгу, в которой был дан научный анализ эволюции.

Патологическая наследственность

Когда я прочитал, будучи еще студентом, «Философию зоологии» Ламарка, меня удивило отсутствие в книге понятия наследственности. Как можно говорить об эволюции, не обращаясь к данному понятию? Через каких-то 50 лет Дарвин в своей эпохальной книге «Происхождение видов» широко пользовался понятием наследственности, а вот у Ламарка оно начисто отсутствовало. Неужели в арсенале науки тех дней не было представлений о наследственной передаче признаков? Ведь само явление, как мне казалось, очевидно и не могло пройти мимо внимания, по крайней мере, медиков и агрономов, которым приходилось с ним сталкиваться в своей работе.

Интересуясь в дальнейшем историей развития идей в биологии, я нашел объяснение поразившему меня когда-то факту. Оказалось, что во времена Ламарка в языке науки не было специального понятия наследственности. Оно стало формироваться позже, причем во многом благодаря дарвиновскому учению. Биология до Дарвина интересовалась преимущественно родо-видовыми (существенными, неизменными) характеристиками. Индивидуальные (случайные) различия, если и обсуждались, то им не придавали большого значения ввиду их казавшейся неупорядоченности и, как результат, невозможности подвести под какие-то закономерности или зависимости. В этом отношении открытие Менделя было действительно эпохальным, открывшим для биологии новые перспективные направления в изучении жизни.

Ламарк, как и многие его современники, взамен понятия наследственности говорили о Природе как причине существенного (родо-видового) сходства. Иными словами, в его время явления, связанные с наследственностью, охватывались более широким понятием природы.

В XVII–XVIII веках природа рассматривалась с двух принципиально разных позиций, предикативно, с точки зрения ее состава, и конструктивно, как действующая, работающая система, т.е. с точки зрения слагающих ее рабочих элементов и частей. Природа в первом

значении есть весь вещный мир в его перечислении. Предикативно мы можем описывать как всю доступную наблюдению Вселенную, так и различные ее выделы, например, говорить об окружающих нас вещах.

В конструктивном плане природа рассматривается с точки зрения ее реального существования и развития. Считали, что природа едина и подчиняется определенным законам, находящим выражение в характере взаимодействия природных тел. При конструктивном подходе мы также можем описывать различные выделы природы, например организм и соответственно говорить о природе организма. Поскольку природа в ее конструктивном значении отражает течение жизни, т.е. реальные процессы, и поскольку те определяются структурой объектов и характером их взаимодействия, то понятие наследственности, как оно исторически сложилось, некорректно прилагать к такого рода явлениям, развертывающимся и существующим благодаря законам.

Наследоваться может изменчивое, но не законы. Поэтому говорить о наследовании природы, в том числе и природы организма, равносильно утверждению о возможности наследования природных законов.

В предикативном плане природа выражалась через родо-видовые признаки. Они, в отличие от внутривидовых признаков, не изменяются. Поэтому Линней с полным основанием мог говорить о неизменяемости видов, имея в виду их неизменяемость по своей природе (сущности). Если родо-видовые признаки не изменяются, то это свидетельствует в числе прочего и о том, что в своем воспроизведении они не зависят от родителей. А раз так, то ставить вопрос о наследовании родо-видовых признаков нельзя. Передать (по наследству) можно лишь то, что нажито родителями. Природу не передают. Она, как считали до Ламарка и в его время, дарована Богом или (и) формируется по своим законам в результате развития (эпигенез) или развертывания (преформизм) организма.

В рамках преформистских представлений концепция наследственности в ее современном звучании просто не могла возникнуть. Лейбниц считал, что первое существо, появившееся как результат акта творения, содержало в себе в возможности и в субстанции все последующие поколения. Поэтому, согласно преформистским взглядам, зародыш не может быть продуктом материнского организма; он представляет собой независимое существо, развертывающееся и увеличивающееся, согласно общим механизмам роста. Здесь невозможна передача чего-то от родителей к детям. Родительские зародыши лишь носители зародышей детей, которые все без исключения даны изначально.

Важно также оттенить следующий момент, помогающий уяснить ход мысли преформистов. Голландский физиолог и энтомолог Ян Сваммердам утверждал, что Всевышний преформировал в зародыше человека лишь идею и тип, в соответствии с которыми развивается человек. Со времен Аристотеля считали, что родо-видовые признаки являются предикативным представлением типа. С этой точки зрения тип нельзя рассматривать в качестве продукта материнского организма. Таковым может быть нарушение типа, проявляющееся в болезнях. Те нарушения, которые передаются от родителей детям, есть результат грехов первых, в том числе результат первородного греха. Иными словами, искажение божественной сущности типа является результатом активности, не всегда праведной, самого человека.

Аналогичным образом не могло возникнуть представление о наследственности в рамках эпигенетических представлений. С эпигенетической точки зрения сходство родителей и детей обусловлено едиными «законами» развития признаковой организации как у тех, так и у других, т.е. имеет своим источником не конкретного человека, но общую для всех людей природу, а то, что идет от человека, зачастую является греховным и нарушает природное.

Это понимание мы попытались выразить на схеме рис. 1. Напомним, что в биологию понятие наследования пришло из юридической практики. По смыслу наследоваться может то, что приобретено родителями и способно передаваться детям. Такие наследственные качества, передаваемые родителями детям, составляют альтернативу природной основы организма. Наследственное воспринималось как искажение природы, как ее болезненное состояние. Человек способен ухудшить свою природу (черные кружки) в результате неправедной жизни и эту ухудшенную природу могут унаследовать дети.

До Дарвина природное и наследственное не только связывались с разными областями определения (родо-видовые признаки — в одном случае, и внутривидовые — во втором), но и изучались, и следовательно, обсуждались, в разных научных сферах. Первое в фундаментальных науках, второе в прикладных дисциплинах, в первую очередь в медицине и агрономии. Впервые понятие наследственности появилось, по-видимому, во Франции, где термин «hérédité» начал более или менее регулярно использоваться, в основном в медицинских публикациях, после 1830 г. Согласно Лопез-Белтрану (López-Beltrán, 2004), в «Сокровищнице французского языка (Le Trésor de la Langue Francaise, 1821) было дано одно из первых упоминаний существительного «hérédité». Издание сослалось на работу графа Жозефа

де Местра «Вечера Санкт-Петербурга» (Joseph de Maistre. *Les Soirées de St-Petersbourg ou Entretiens sur le gouvernement temporel de la Providence*), в которой автор, известный политический деятель (дипломат) и философ-моралист (годы жизни: 1753–1821) говорит о печальной наследственности («cette triste hérédité»), выражающейся в «физическом нездоровье, передаваемом детям, как результат грехов их старших из разных поколений».

Английское слово «heredity» было заимствовано из французского языка в период между 1860 и 1870 гг. Это слово одним из первых было введено в научную английскую литературу Френсисом Гальтоном (Francis Galton, 1822–1911) в его книге «Hereditary genius» (1869). Так, во всяком случае, Гальтон утверждал в своей автобиографии (Galton, 1908), отметив, что подвергся даже критике за создание этого «причудливого и странного» (p. 288) галлицизма (см. также Cowan, 1972). The Oxford English Dictionary, 1989 указал на «Principles of Biology, 1864» Г. Спенсера как на наиболее раннее упоминание термина «heredity». Дарвин в «Происхождении видов» использовал термин «inheritance».

До этого говорили лишь о наследственных заболеваниях — hereditary disease (morbi haereditarii). Вот как слово «наследственный» определялось в знаменитой энциклопедии, издававшейся французскими просветителями Дидро и Даламбером. В статье «Héréditaire» (седьмой том: 156) читаем: «Этот термин применен для обозначения случайных видовых различий, выражающихся в болезни и зависимых от дефекта, связанного с качеством семенной жидкости и материнских гуморов, которые способствуют тому, чтобы давать зародышу принцип жизни, и формируют последний», Концепция наследственных болезней имеет корни в античности. Уже тогда знали, что некоторые заболевания встречаются лишь у членов определенных семейств. Здесь действительно была уместна аналогия с наследством, переходящим к членам одного и того же семейства. Так, знаменитый астроном и математик, личный врач французского короля Генриха II (1519–1559), Жан Фернель (Jean Fernel, 1497–1558) утверждал в своей *Medicina ad Henricum* II (1554), что сын «также является наследником немочей своего отца, как и его земель (цит. по: Müller-Wille, Rheinberger, 2007: 5).

Таким образом, до XIX века определение «наследственный» (hereditary) использовали применительно к характеристике некоторых заболеваний или некоторых семейных особенностей, наблюдаемых у родителей и их детей. Такое использование копировало практику

применения этого слова в социальной сфере, связанной с юридическими делами по наследству. В медицине понятие «наследственный», как прямо связанное с болезнями, использовалось в значении патологической наследственной основы.

В начале XIX века произошло концептуальное изменение значения «hereditary». Выдающийся немецкий врач и анатом Блюменбах был, по-видимому, одним из первых, кто заговорил о нормальных наследственных особенностях в дополнение к патологической наследственности. Иными словами, определение «наследственный» предлагалось распространить на весь круг признаков, включая и родо-видовые. Лопез-Белтран (López-Beltrán, 1992) отметил важность этой своего рода «депатологизации наследуемого» для становления понятия наследственности. В Англии в том же направлении думали врач и хирург Джозеф Адамс (Joseph Adams, 1756–1818) и психиатр, антрополог и этнолог Джеймс Причард (James Cowles Prichard, 1786–1848).

Но в таком виде термин «наследственный» уже не соответствовал его изначальному смыслу — передаче того, что приобретено родителями и передается их прямым потомкам. Некоторые гены появились очень давно. Например, гены, определяющие деление мозга человека на морфофункциональные части, т.е. гены с той же функцией, имеются уже у гидры, представляющей собой в конструктивном плане лишенный туловища прототип головы билатерий. Вряд ли в этом случае уместно говорить о наследственной передаче соответствующих признаков.

Расширение области определения «наследственный» на все признаки неминуемо вело к замещению им термина «природный». В последующем, когда понятие наследственности приобрело строгий научный смысл, оно **формально** заместило расплывчатое понятие природы, использовавшееся во времена Ламарка для описания организма. В разговорной речи мы еще используем слово «природа» в данном значении, когда, например, говорим: «у него такая натура» или «он от природы здоров».

Такое замещение оказалось действительно формальным, поскольку на самом деле родо-видовые признаки, которые собственно и составляли содержание определения «природный» применительно к организму, не подпадали под понятие наследственности. До этого, как было сказано, наследственные заболевания рассматривали в качестве отклонений от нормы, своего рода патологией нормы (природы) (рис. 1). С Блюменбаха и Причарда стало можно говорить о нормальных (непатологических) наследственных особенностях. Но нормой зани-

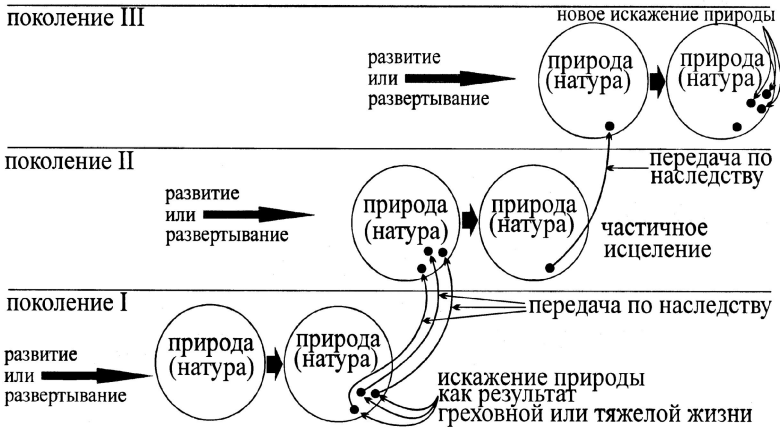

Рис. 1. Соотношение природного и наследственного в концепциях XVIII – начала XIX века. Передать (по наследству) можно лишь то, что нажито родителями и их предками. Поэтому природу не передают. Она дарована Богом или (и) формируется по своим законам в результате развития (эпигенез) или развертывания (преформизм). Человек как результат неправедной жизни способен ухудшить свою природу (черные кружки) и эту ухудшенную природу могут унаследовать дети.

Fig. 1. Relationship between natural and inherited in concepts of XVIII – early XIX centuries. Only things acquired by parents and their ancestors can be handed down. Therefore, nature cannot be handed. It is granted by God or/and formed according to its laws, as a result of development (epigenesis) or deployment (preformation). Man can deteriorate his nature due to unrighteous life (black circles), and children can inherit this deteriorated nature.

мались фундаментальные науки. Поэтому в них формируемое понятие наследственности первоначально пытались связать лишь с нормой (природой). Природе таким образом соответствовало понятие нормальной наследственности, которую следует отличать от патологической наследственности, выражающейся в наследственных болезнях. Этот момент подчеркнул Спенсер.

Г. Спенсер внес важный вклад в развитие представлений о наследственности (Спенсер, 1900: 181; первое английское издание — 1864–1867). Он, в частности, говорил «о законе наследственной пе-

редачи»: «Понимаемый в самой общей форме, этот закон гласит, что каждое животное и растение, размножаясь, дает начало другим животным и растениям, похожим на него: причем сходство обнаруживается не столько в повторении индивидуальных черт родителей, сколько в принятии потомством того же общего строения. Эта истина сделалась настолько знакомой, благодаря своему ежечасному проявлению, что почти потеряла всякое значение». И далее: «Многие смутно убеждены, что закон наследственности применяется только к главным структурным свойствам, а не к подробностям строения, или, что, во всяком случае, если он даже и приложим к таким подробностям, которые составляют различие видов, все же не может быть прилагаем к еще более мелким подробностям» (там же), т.е. к различиям внутривидового ранга. Это очень важное замечание Спенсера. Многие в его время относили к наследственным (природным) лишь признаки, отвечающие родо-видовым характеристикам, т.е. тем характеристикам, через которые, как считали Ламарк и его современники, описывалась природа (сущность) организма. И одновременно не относили к наследственным внутривидовые характеристики: «… не всеми принималось, что нетиповые (т.е. не являющиеся родо-видовыми — *А.Ш.*) особенности наследуются». Это предложение Спенсера стоит непосредственно перед приведенным выше (Spencer, 1864, vol. 2: 239): «… not universally admitted that nontypical peculiarities are inherited». Среди тех, кто придерживался такой точки зрения, укажем на французского врача Серсирона (Sersiron). Сам Спенсер, к сожалению, не дал примеров английских ученых, высказывавших подобные взгляды.

Итак, когда появилось понятие наследственности, некоторые стали считать, что его следует относить лишь к передаче родо-видовых признаков (рис. 2). Другие, как например Спенсер, не разделяли этой крайности. Спенсер относил к наследственным не только родовидовые, но также и «подвидовые, и подподвидовые, и породные особенности». Этот момент подметил К.А. Тимирязев (1949: 399), когда, обсуждая позицию Бэтсона, уравнявшего генетику с менделизмом, сказал: «прежние исследователи говорили о наследовании целой организации, и только Мендель заговорил о передаче отдельных признаков».

В том же издании Спенсер (с. 182) добавляет, что к наследственным относятся также и те черты, «которые возникли в нем (в организме), как продукт изменчивости». Проблема изменчивости является ключевой в новом оформленном по аналогии с юридической практикой понимании наследственности. Это понимание могло установить-

Рис. 2. Предметные области в первых концепциях наследственности в период становления данного понятия в середине XIX века. Наследственность I соответствует ламарковскому понятию природы. Признакам категории 2 соответствуют расовые, географические, экологические и другие типы устойчивых внутривидовых различий; признаки категории 3 соответствуют мутациям и определяют аллельные различия; примером ненаследуемых случайных вариаций (признаки категории 4) могут служить прижизненные повреждения; длительные модификации представляют собой ненаследуемые изменения, возникающие под действием различных факторов среды.

Fig. 2. Subjects in early concepts of heredity during development of this notion in middle XIX century. Heredity I corresponds to Lamarck's notion of nature. Characters of category 2 correspond to racial, geographical, ecological, and other kinds of stable intraspecific differences; characters of category 3 correspond to mutations and define allelic differences; nonheritable casual variations (characters of category 4) are like intravital injuries; long-standing modifications represent nonheritable changes resulted from effects of various environmental factors.

ся только с утверждением идеи трансформизма. Когда общество было убеждено в неизменяемости видов, изменчивость рассматривалась как независимое от наследственности явление, обусловленное случайными флуктуациями (нарушениями) в результате такого же случайного стечения внешних обстоятельств. Изменчивость в отличие от наследственности в ее спенсеровском понимании не рассматривалась в ка-

честве важного природного явления, которое необходимо было специально изучать. Теперь же изменчивость была поставлена в прямую связь с явлением наследственности. Вот что по этому поводу говорил Спенсер (1900: 193; Spencer, 1864, vol. 2: 239): «Данные, которые подтверждают наследственность (Heredity) в ее мельчайших проявлениях, являются теми же самыми, которые подтверждают изменчивость (Variation); если наследование (inheritance) всего того, что стоит вне структурных особенностей вида (т.е. вне родо-видовых признаков — *А.Ш.*) доказано, то это означает, что здесь имели место случаи изменчивости» (перевод наш).

Подытожим мнение Спенсера. По нему, наследственными являются как родо-видовые, так и внутривидовые признаки, но последние, к тому же, в большинстве случаев являются оборотной стороной изменчивости.

Это ведет нас к третьей позиции в понимании наследственности, идущей с античности и определявшей наследственное как отклонение от нормы (природы), способное передаваться от родителей детям. Наследственность здесь связывалась с особыми (наследственными) вариациями, которые противопоставлялись с одной стороны родо-видовым признакам, а с другой ненаследуемым изменениям. Это означает, что наследственное как понятие имеет своей областью определения лишь вариации (см. рис. 2).

Таким образом, начиная, возможно, с Блюменбаха и Причарда, в научный оборот была постепенно введена концепция наследственности, основанная на противопоставлении наследуемой и ненаследуемой изменчивости. Эта дихотомия пришла на смену ранее существовавшему делению признаков на существенные (природные) и несущественные (случайные). Соотношение этих двух радикально отличных подходов в описании признаков показано на рисунке 3. Природные (сущностные) характеристики охватывают как родо-видовые неизменяемые признаки (квадрант 2), так и те приспособительные изменения конституции, которые возникают под действием внешней среды (квадрант 1). Из этих последних наиболее известной категорией признаков являются так называемые длительные модификации. Случайные характеристики охватываю две категории изменений: внутренние наследуемые изменения в форме мутаций (квадрант 4) и разного рода ненаследуемые изменения, например, увечья (квадрант 3).

Огромная заслуга Дарвина состояла в том, что он впервые поставил в научную плоскость вопрос о (случайной) изменчивости, передаваемой в ряду поколений. Ненаследственное касается лишь измен-

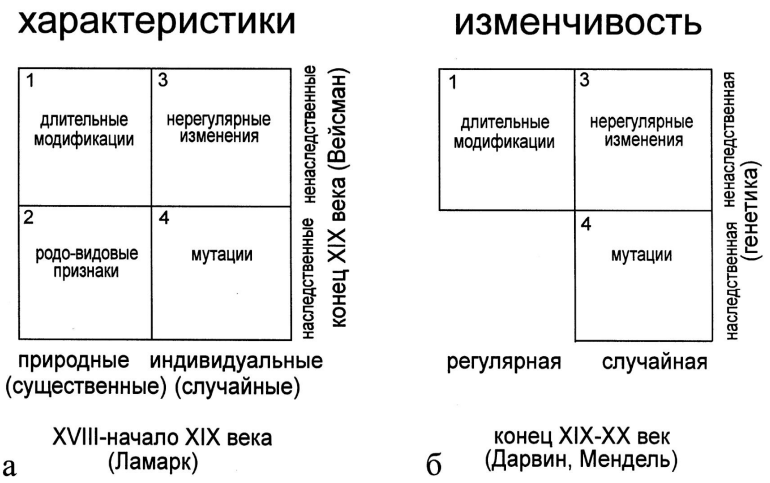

Рис. 3. От природы к наследственности. Смена представлений в XIX веке:

а — природные и индивидуальные характеристики организма: познавательная модель Ламарка; б — наследуемая и ненаследуемая изменчивость: Познавательная модель Дарвина–Менделя. Пояснения в тексте.

Fig. 3. From nature to heredity. A change of concepts in XIX century.

a — natural and individual characters of the organism: a cognitive model of Lamarck; б — heritable and nonheritable variability: cognitive model of Darwin-Mendel. Explanations are in the text.

чивого, т.е. тех изменений, которые возникают у родителей и не проявляются с необходимостью у их детей и более отдаленных потомков. Если ненаследственное противопоставлять наследуемому, то в рамках этой дихотомии логически оправдано соотносить наследуемое лишь с изменчивостью. В этом случае говорят о наследственной и ненаследственной изменчивости (рис. 3б). Соответственно родо-видовые характеристики (квадрант 2 на рис. 3а) исключались из изучения в рамках понятия наследственности, как неоперабельные единицы. Этот момент подчеркнул Докинз (Dawkins, 1982), отметивший, что генетика и естественный отбор интересуются лишь изменчивостью (различиями). Тогда как у Ламарка главный интерес связан с родовидовыми характеристиками, показывающими высокую устойчивость. С учетом сказанного можно утверждать, что менделизм и классическая генетика XX века явились прямым продолжением и расширением учения Дарвина.

Вместе с тем нельзя сказать, что позиция Ламарка в чем-то ошибочна. Он рассматривал эволюцию в рамках иной познавательной модели, ключевые понятия которой даны на диаграмме рис. 3а. Эта модель основывалась на понятии природы. На то время данное понятие было во многом натурфилософским, крайне расплывчатым и неточным. Поэтому на смену ламарковской модели пришла модель Дарвина–Менделя (рис. 3б), основанная на более строгом понятии гибридологического гена. От того, что начали использовать новую познавательную модель, старая модель не стала ошибочной. Конечно, когда понятие природы (сущности) было отброшено как ненужное метафизическое усложнение картины мира, ламарковская модель лишилась своего стержня и оказалась беззащитной против искажений. В глазах научного сообщества она предстала как непонятная точка зрения, в которой стали видеть отголоски странных и наивных верований прошлых лет, от которых просвещенному обществу следует отказаться.

Поскольку Ламарка стали объяснять в рамках новой познавательной модели (рис. 3б), то всё, что он писал, казалось ошибочным. На самом деле эти две познавательные модели независимы (равноправны) и в качестве описаний одной и той же реальности способны дополнить друг друга. Иными словами, ламаркизм и дарвинизм не являются альтернативными учениями и их синтез в единую теорию возможен. Более того, сейчас ситуация меняется к лучшему. Появились экспериментальные возможности экспликативного определения понятия «природы организмы». И это вселяет надежды на то, что ламарковская модель вернется к жизни и даст новое видение проблем, не исключающее уже наработанные и ставшие традиционными схемы анализа.

С учетом сказанного **«Философия зоологии» Ламарка требует нового прочтения**. Не входя в разбор всех аспектов эволюционной доктрины Ламарка, коснемся его взглядов на проблему наследования признаков.

Ламарковский взгляд на проблему наследования

В седьмой главе своей книги Ламарк сформулировал два закона о роли среды в изменении организации живых тел и их частей. Первый закон говорит о том, что частое употребление органа укрепляет и увеличивает его, тогда как неупотребление органа, напротив, ослабляет его и в перспективе ведет к его исчезновению.

Первый закон. *Во всяком животном, не достигшем предела своего развития, более частое и неослабевающее употребление какого-нибудь органа укрепляет мало-помалу этот орган, развивает его, увеличивает и сообщает ему силу, соразмерную с длительностью самого употребления, тогда как постоянное неупотребление органа неприметно ослабляет его, приводит в упадок, последовательно сокращает его способности и наконец вызывает его исчезновение* (Ламарк, 1935: 186).

Второй закон касается наследственного закрепления в потомках результатов употребления и неупотребления.

Второй закон. *Всё, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием обстоятельств, в которых с давних пор пребывала их порода, и следовательно под влиянием преобладающего употребления известного органа или под влиянием постоянного неупотребления известной части, — всё это она сохраняет путем размножения в новых особях, происходящих от прежних, если только приобретенные изменения — общи обоим полам или тем особям, от которых произошли новые* (Ламарк, 1935: 186–187).

Поскольку второй «закон» вызывал и вызывает до сих пор неприятие и споры, то он и будет в центре нашего обсуждения. Формулировка второго закона страдает определенной двусмысленностью. Ее, однако, можно устранить, если обратиться к комментариям, которые Ламарк предпослал тексту законов и в которых он разъясняет свою позицию. Из этих комментариев, приведенных под пунктами 1, 2 и 3 (с. 185) следует, что изменение внешних условий вызывает изменение потребностей (1), изменение потребностей «ведет к усвоению новых привычек» (2) и к развитию органов, удовлетворяющих этим новым потребностям и новым привычкам. Таким образом, Ламарк рассматривал не вообще упражнение (или неупражнение) органов и частей, но только такие случаи, которые связаны с нуждой, потребностями, необходимо меняющими поведение и привычки: «Неупотребление органа, сделавшееся постоянным вследствие усвоенных привычек, постепенно ослабляет этот орган и, в конце концов, приводит к его исчезновению и даже к полному уничтожению (Ламарк, 1955: 344).

Между тем многие это ламарковское употребление и неупотребление рассматривают через призму человеческого бытия, как своего рода форму гимнастики, приписывая животным некое желание упражняться (или не упражняться), видимо, в целях своего совер-

шенствования, т.е. вслед за Кювье, идейным противником Ламарка, сводят его мысли к абсурду. Вот, например, М.А. Мензбир (1927: 91), профессионально разбиравшийся во многих областях биологического знания, говорит о неприемлемости ламаркизма на том основании, что будто бы в нем принимается возможность «образования видов путем изменяемости на основании употребления или неупотребления органов». «Ламарк — продолжил М.А. Мензбир — в оценке значения употребления и неупотребления органов шел так далеко, что допускал возможность возникновения новых органов по воле животного». Неудивительно поэтому, что такая гипотеза «не пользовалась успехом у современников…» (там же). М.А. Мензбир, как и многие зоологи тех лет, если внимательно изучить их взгляды, были на самом деле ламаркистами и открещивались они не от Ламарка, а от той версии его учения, которая была написана Кювье и Вейсманом.

Теперь обратимся к формулировке самого второго закона. В первую очередь нам надо выяснить, в каком значении использует здесь Ламарк слово «природа». У Ламарка это слово имело три значения: природа рассматривалась, во-первых, как окружающая среда; во-вторых, как закон развертывания существующего разнообразия и, в-третьих, как действующая сила, дающая импульс развития окружающему миру. В качестве частного выражения двух последних значений говорят о природе (сущности) конкретного объекта (например, природа организма, вида) или конкретного процесса (например, природа эволюционных изменений). Очевидно, Ламарк не имел в виду первое из этих значений, единственное, которое сохранилось в современном словаре в его исходном значении. Если иметь в виду это значение, то в этом случае формулировка закона окажется тавтологичной: «все то, что среда заставила приобрести организмы… под действием среды… всё это они сохраняют путем размножения». Остается принять, что под природой Ламарк имеет в виду «действующую силу», определяющую процессы диверсификации биологического разнообразия, включая и природу организма как наименьшую составляющую Природы. Природа это не только сам организм, но и некая невидимая системная связь (скрытая сущность в аристотелевской традиции), объединяющая все виды в развивающееся по определенным закономерностям единство. Именно эта системная связь (Природа у Ламарка), воплощенная в структуре каждого организма, заставляет последний изменяться регулярным образом, но не хаотично, не случайно. В этом случае второй закон говорит о решающем значении природы

организма, которая будет его (организм) изменять в ответ на действие факторов среды и приспосабливать его к новым условиям. Только эти изменения, обусловленные природой организма, могут наследоваться. Здесь четко формулируется главная особенность организма — его активность по отношению к средовым факторам. В ответ на их действие организм сам изменяет себя.

Чтобы показать, что наше толкование имеет основания в трудах Ламарка, мы приведем одно место из его статьи «Вид», напечатанной в словаре Детервилля (Ламарк, 1959: 311, сноска), в которой прямо говорится об активности природы организма: «Известно, что при каком-либо повреждении или ранении тела сама природа прилагает усилия для его излечения, и роль даже самого искусного врача сводится к тому, что своими лекарствами он лишь помогает ей в этом деле». И далее — очень важно для понимания позиции Ламарка: «… природа достигает излечения больного тела, используя свои законы и что, используя другие свои законы, она сама вызывает в теле нарушения, которые обычно сопровождают те или иные повреждения, — там, где обстоятельства не позволяют ей исцелить их. Итак, все деяния природы подвластны обстоятельствам, и для проявления их она требует определенного времени».

Среда (обстоятельства) могут оказаться сильнее природы и в этом случае природа (организма) будет изменять сам организм, на что требуется определенное, часто длительное (как указывал Ламарк в других работах) время.

Суммируем сказанное. В начале определения недвусмысленно говорится о природной реакции организма на обстоятельства, которая заставила организм приобрести то-то и то-то. Сразу видим, что здесь нет места вейсмановским увечьям (в его опытах по отрезанию хвостов у мышей) в качестве ламарковского приобретенного признака. Во второй части определения утверждается, что природная реакция организма, выражающаяся в числе прочего и в каких-то признаках, со временем закрепляется.

Английская и немецкая версии второго закона Ламарка. Просматривая английское издание *Философии зоологии*, я с удивлением обнаружил, что выполненный в нем перевод второго закона Ламарка принципиально отличается от соответствующего перевода на русский язык (переводы С.В. Сапожникова (1935 г.) и А.В. Юдиной (1955 г.) отличаются несущественными деталями). В английском издании «Философии зоологии» второй закон Ламарка звучит следующим образом (Lamarck, 1914: 113):

«Все приобретения и потери, которые природа вызывает у особей под влиянием среды, в которой их порода длительно пребывает, и, следовательно, под влиянием преимущественного использования или постоянного неиспользования какого-либо органа; все они сохраняются посредством размножения в новых возникающих в результате этого особях, при условии, что приобретенные модификации являются общими для обоих полов или по меньшей мере для особей, дающих приплод».

«All the acquisitions or losses wrought by nature on individuals, through the influence of the environment in which their race has long been placed, and hence through the influence of the predominant use or permanent disuse of any organ; all these are preserved by reproduction to the new individuals which arise, provided that the acquired modifications are common to both sexes, or at least to the individuals which produce the young» (перевод Эллиота (Elliot)).

Природа в этом переводе понимается в значении внешнего по отношению к особям фактора. Поэтому среда здесь не противопоставляется природе, но является лишь ее уточняющим определением, т.е. сужением характеристики действующего на организмы природного фактора.

В книге о Ламарке, написанной Паккардом (Packard, 1901), дан удовлетворительный перевод второго закона (выделения сделаны нами, чтобы подчеркнуть слова, ключевые для понимания текста второго закона):

«*Second law*. Everything which **nature** caused individuals to acquire or to lose by the influence of the circumstances to which their race may be for a long time exposed, and consequently by the influence of the predominant use of such an organ, or by that of the constant lack of use of such part, **it** preserves by heredity [génération] and passes on to the new individuals which descend from it, provided that the changes thus acquired are common to both sexes, or to those that have given origin to those new individuals».

Перевод слова «génération» (размножение, воспроизведение) через английское «heredity», на наш взгляд, искажает смысл закона.

В недавнем английском переводе, сделанном канадским ученым Джаном Джонстоном (Ian Johnston) эти неточности также устранены. Приводим этот перевод:

«Everything which **nature** has made individuals acquire or lose through the influence of conditions to which their race has been exposed for a long time and, consequently, through the influence of the predominant use of some organ or by the influence of the constant disuse of this organ, **nature** preserves by reproduction in the new individuals arising from them, provided that the acquired changes are common to the two sexes or to those who have produced these new individuals».

Аналогичные неточности мы видим в первом немецком переводе «Философии зоологии» (Lamarck, 1909: 73).

«**Zweites Gesetz:** Alles, was die Individuen durch den Einfluß der Verhältnisse, denen ihre Rasse lange Zeit hindurch ausgesetzt ist, und folglich durch den Einfluß des vorherrschenden Gebrauchs oder konstanten Nichtgebrauchs eines Organs erwerben oder verlieren, wird durch die Fortpflanzung auf die Nachkommen vererbt, vorausgesetzt, daß die erworbenen Veränderungen beiden Geschlechtern oder den Erzeugern dieser Individuen gemein sind».

Как видим, немецкий переводчик пошел дальше и просто убрал из перевода ключевое для Ламарка слово «природа». Через сто лет после «Философии зоологии» научный мир утратил способность различать между существенным и несущественным. Природа, как она понималась Ламарком, по-видимому, представлялась непонятным метафизическим усложнением. Нет слова «природа» и в переводе второго закона Ламарка, сделанном Н.А. Холодковским и А.С. Фаминцыным (1898: 171). У Н.А. Холодковского в работе «Старый и новый ламаркизм» (Северный Вестник, 1895, № 6; цит. по: Холодковский, 1923: 28) читаем:

«Все, что животные приобретают или утрачивают вследствие влияния условий, которым они подвергаются долгое время, а потому и вследствие усиленного упражнения или постоянного неупотребления органа, — передается при размножении **по наследству** потомкам, предполагая, что приобретенные изменения были свойственны обоим полам, т.е. тем, которые произвели это потомство» (выделение наше).

Мы уже отмечали, что у Ламарка нет понятия наследственности, но есть замещающее понятие природы (А.С. Фаминцын не использует слово «наследственность»). И передаются в поколениях не результаты упражнения или неупражнения, а реакция организма на это. И

это может выражаться не только, например, в атрофии неиспользуемого органа, но и в каких-то других изменениях.

В то же время следует отметить, что В.В. Лункевич (1960, т. 2: 277), а также И.М. Поляков (1959: 727; см. также Ламарк, 1955: 341–342) в своих переводах второго закона Ламарка усилили ссылку на природу, включив это слово и во вторую часть формулировки закона: «… всё это природа сохраняет путем размножения» вместо буквального перевода: «все это она сохраняет путем размножения».

Из нашего обсуждения следует, что Ламарк различал два типа изменений живых тел. Организм может меняться как в результате прямого воздействия среды (например, пострадать от увечья), так и в результате ответной реакции организма на его изменение под действием среды, связанной, например, с регуляторными компенсациями.

В рамках второго типа изменений проблемы наследования приобретенных признаков нет, но есть проблема регуляторных механизмов и связанных с ними изменений организма в ответ на действие среды. Эти изменения организма, связанные с регуляцией, т.е. с его активностью, могут иметь местные последствия, но могут распространяться на весь организм и захватывать генеративные клетки. Сейчас доказано, что **реакция организма на действие среды, если само это действие имело место в чувствительный для организма период, может иметь последствия не только для данного организма, но и влиять на следующие поколения.**

С этой точки зрения следует снова вернуться к известным опытам А. Вейсмана и дать им оценку с позиции ламарковского понимания наследственности в качестве природы организма. Для Ламарка «…внешние условия суть только поводы, а не причина изменчивости» (см. Данилевский, 1885: 187). Причина изменчивости сам организм, активно изменяющий себя в ответ на действие среды. У Вейсмана внешние условия являются причиной изменчивости. Поэтому Ламарк, если мысленно свести его с Вейсманом, следующим образом мог бы ему возразить: Вейсман в своих опытах с мышами неправильно поставил вопрос. Его следовало бы сформулировать иначе, а именно: как обрезание хвостов у мышей в 22 поколениях сказалось на наследственности. Именно этот вопрос должен был быть предметом научного поиска. Вейсман решил этот вопрос априорно, т.е. попытался за Природу (наследственность) ответить на вопрос, как та должна реагировать на обрезание хвостов. И, естественно, прошел мимо решения проблемы.

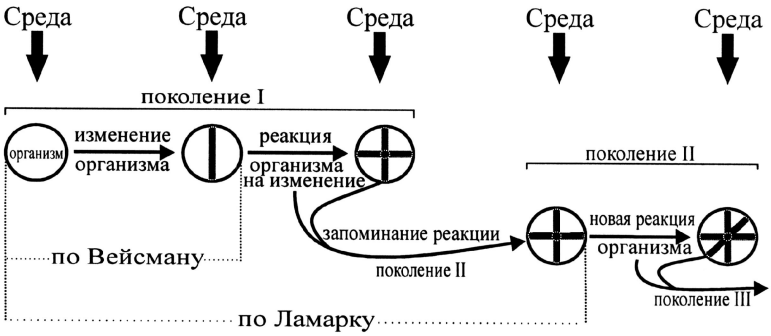

Рис. 4. Действие среды на организм по Ламарку и Вейсману. Пояснения в тексте.
Fig. 4. Effect of environment on the organism according to Lamarck and Weismann. Explanations are in the text.

Ламарк мог бы продолжить: Почему Вы предположили, что у потомства должен уменьшиться хвост. С физиологической точки зрения нет никаких оснований для такого допущения. Если хвост играет важную роль в терморегуляции, то организм не допустит его уменьшения. По этим же причинам мыши компенсируют потерю хвоста за счет усиления работы других механизмов терморегуляции. И вот эти другие компенсационные механизмы и надо было в первую очередь анализировать на предмет изменения в поколениях, а не длину хвоста.

На рис. 4 мы сопоставили точки зрения Вейсмана и Ламарка в понимании действия среды на организм. Вейсман ограничился обсуждением лишь первой фазы, связанной с непосредственным изменяющим действием факторов среды на организм. Ламарк помимо этого говорил о второй (регуляторной) фазе, когда организм пытается преодолеть (физиологическими и эпигенетическими средствами) негативные для него последствия средового воздействия. Обычно имеют в виду стрессовые ситуации. Реакция организма на стресс может запоминаться и передаваться новому поколению, которое, следовательно, будет иметь лучшие стартовые возможности, в том числе и для опробования новых средств достижения нормы (генетический поиск — Чайковский, 2006).

Говоря о роли упражнения и неупражнения в эволюции, Ламарк для пояснения своих идей сослался на увеличение мышц у тренированного человека. На этот пример постоянно ссылаются, чтобы показать наивность веры в возможность передачи в поколениях измене-

ний, приобретенных родителями в жизни. При этом всякий раз искажают точку зрения Ламарка. Ламарк нигде не говорил, что приобретенное в жизни отдельным организмом передастся его потомкам. Наоборот, он подчеркивал, что эти изменения должны быть апробированы длительным временем. Это означает, что мы должны приводить такие примеры, в которых речь шла бы о длительной эволюции. Ламарк в силу крайней ограниченности знаний об эволюции не мог привести таких примеров.

Альфред Уоллес, младший соавтор теории естественного отбора, был первым, кто дал неточное изложение ламарковских идей (Cannon, 1958: 137–139; Gershenowitz, 1983). Вот как он (Wallace, 1858: 61) высказался о точке зрения Ламарка и своем понимании на проблему происхождения жирафа: «Гипотеза Ламарка, утверждавшая, что прогрессивные изменения видов вызывались попытками животных увеличить развитие их собственных органов, и таким образом изменить их строение и привычки, неоднократно и легко опровергалась всеми авторами, занимавшимися разновидностями и видами… Жираф не приобретает свою длинную шею в силу желания (desiring) достичь листвы более высоких кустарников и постоянного вытягивания с этой целью своей шеи, но как результат изменений, которые встречались среди его нетипичных представителей с более длинной шеей, чем обычно, сразу же обезопасивших себя расширением кормовой базы на совместной с их короткошеими компаньонами территории, и способных пережить последних при первом же недостатке пищи».

В *Философии зоологии*, касаясь происхождения жирафа, Ламарк (1955: 354) сказал следующее: «Известно, что это самое высокое из млекопитающих животных обитает во внутренних областях Африки и водится в местах, где почва почти всегда сухая и лишена растительности. Это заставляет жирафа объедать листву деревьев и делать постоянные усилия, чтобы дотянуться до нее. Вследствие этой привычки, существующей с давних пор у всех особей данной породы, передние ноги жирафа стали длиннее задних, а его шея настолько удлинилась, что это животное, даже не приподнимаясь на задних ногах, подняв только голову, достигает шести метров (около двадцати футов) в высоту».

Можно видеть, что понимание Уоллесом позиции Ламарка далеко от того, что в действительности имел в виду Ламарк. У жирафы шея вытягивается не в силу желания жирафа, а по причине нужды, заставляющей его тянуться, чтобы выжить. Просто так, по желанию, привычный образ жизни не меняют. Возникновение новых потребно-