

Я. М. Галл

ФОРМИРОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА



Монография

Ленинградский государственный университет
имени А. С. Пушкина

Я. М. Галл

Формирование эволюционной теории Чарльза Дарвина

Монография

Санкт-Петербург
2007

УДК 576.12
ББК 28.0 г (3)
Г 15

Рецензенты: **К. В. Манойленко**, доктор биологических наук (Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники РАН);

А. В. Кулев, кандидат педагогических наук, доцент (Ленинградский государственный университет имени А. С. Пушкина)

Галл Я. М. Формирование эволюционной теории Чарльза Дарвина: монография / Я. М. Галл. – СПб.: ЛГУ им. А. С. Пушкина, 2007 – 88 с.

ISBN 978-5-8290-0670-9

Монография посвящена выявлению творческих путей становления эволюционной теории Чарльза Дарвина. Раскрываются основные этапы развития его теории от зарождения эволюционных идей до формирования зрелой теории, изложенной в «Происхождении видов».

Книга предназначена для широкого круга читателей: специалистов, студентов и преподавателей биологии, а также всех кто интересуется вопросами развития науки и теорией эволюции видов.

*Печатается по решению редакционно-издательского совета
Ленинградского государственного университета
имени А. С. Пушкина*

ISBN 978-5-8290-0670-9

© Ленинградский государственный
университет (ЛГУ)
имени А. С. Пушкина, 2007

Оглавление

Предисловие	4
Глава 1. Зарождение теории	5
1.1 Галапагосская легенда	5
1.2. Превращение в эволюциониста. Дарвин среди специалистов.....	9
1.3. Дарвин – сальтационист. Красная записная книжка	11
1.4. Ступенчатая (градуальная) модель эволюции без естественного отбора.....	14
1.5. Видообразование и филогения	19
1.6. Возникновение идеи естественного отбора: научный и социальный контекст	21
Глава 2. Рукописи Ч. Дарвина 40-х годов. Трёхлимитная теория эволюции.....	29
2.1. Вариация и эволюция	30
2.2. Экономия природы, совершенная адаптация и естественный отбор	32
2.3. Географическая изоляция и видообразование.....	33
2.4. Сальтационное видообразование и естественный отбор	35
2.5. Природа и происхождение надвидовых таксонов	37
2.6. Теология и теория эволюции	40
Глава 3. Зрелая теория	43
3.1 Между двумя теориями. Cirripedia	43
3.2. «Большая книга» Ч. Дарвина	44
3.3. Эволюция взглядов на вариабельность.....	47
3.4. Динамичная экология. Популяционная концепция борьбы за существование и относительная адаптированность видов: синэкологический селекционизм.....	49
3.5. Таксономия. Принцип дивергенции	52
3.6. Принцип дивергенции и видообразование на континентах: концепция частичной изоляции.....	61
3.7 Географическая изоляция и биотические отношения: быстрое видообразование на островах	67
3.8. Проблема симпатрических видов	70
3.9. Неортодоксальный градуализм. Критика теории.....	72
3.10. Заключение и итоги: развитие теории Дарвина как проблема методологии науки	81
Список литературы	86

Предисловие

Учебной дисциплиной «Теория эволюции» завершается биологическое образование студентов по специальности «Биология». Обычно этот курс делится на две части: история эволюционных идей и проблемы теории эволюции. Чаще всего история и теория эволюции читаются как самостоятельные и независимые разделы курса. При таком подходе история эволюционных идей рассматривается, быть может, независимо от преподавателя, исключительно как прошлое биологии, которое не влияет на реальный научный процесс. Но история теории эволюции столь богата идеями и фактами, что в действительности оказывает влияние на формирование и развитие любой современной концепции эволюции. В данной работе ставится задача помочь студенту преодолеть этот барьер, разделяющий историю науки и саму науку. Для этого потребовалось выбрать удачную модель. Поэтому автор остановился на творчестве Чарльза Дарвина.* Нити, связывающие его концепцию с современной теорией не только не ослабевают, но даже укрепляются. Глубокое понимание теории Дарвина позволяет студенту с самого начала окунуться во множество проблем самой теории эволюции. С самого начала курса создаётся надёжный базис не только для понимания основных разделов курса, он помогает разобраться в возражениях теории Дарвина, которые особенно активно появляются даже в наше время. Именно в теории Дарвина, рассмотренной в аспекте её формирования, студент понимает всю многогранность творческого процесса гениального мыслителя, т. е. саму динамику научной мысли. Процесс обучения приобретает не характер заучивания абсолютных истин, а понимания того, как рождается новое знание и выявляется форма его существования. Принятый подход вполне оправдан, особенно при чтении лекций на V курсе, когда студент уже становится полноценным специалистом. Все эти особенности и определили характер монографии, направленной на углублённое изучение теории эволюции и поэтому прежде всего адресованной студенческой аудитории.

Автор искренне благодарен Полине Старичковой за большую помощь при подготовке рукописи к печати.

*Исследования поддержаны Российским гуманитарным научным фондом (РГНФ). Проект № 06-03-00-533а.

Глава 1. Зарождение теории

1.1. Галапагосская легенда

Среди биологов и педагогов широко распространено мнение, что эволюционные идеи зародились у Дарвина во время его кругосветного путешествия на корабле «Бигль» в 1831–1836 гг. Особенно важным по этой версии считается открытие им гигантских ископаемых млекопитающих из раннечетвертичных отложений Патагонии, а также его пребывание в течение пяти недель 1835 г. на Галапагосском архипелаге – этой своеобразной «природной лаборатории эволюции». Морфологическая дифференциация гигантских наземных черепах, а из птиц – вьюрков, якобы, буквально потрясла Дарвина и он внезапно превратился в эволюциониста. Возвратившись в Англию, Дарвин начал собирать разнообразные факты, включая и данные об образовании сортов культурных растений, и пород домашнего скота. Следуя индуктивным путём, Дарвин приступил к созданию теории. Затем в конце сентября 1838 г., по его словам, «ради развлечения прочитал книгу Мальтуса» и она сделала его обладателем теории «при помощи которой можно было работать» [11:228].

Конечно, в подобном объяснении содержатся элементы истины. Однако сейчас более чем когда-либо видны и многие недостатки, неточности, вкравшиеся в традиционное объяснение научного открытия. Ч. Дарвин выглядит как интеллектуально изолированный путешественник, отказавшийся от предубеждений английского общества и сумевший увидеть природу такой, какова она есть. Романтика путешествия, одиночество, эмпиризм или чисто субъективная оценка каких-либо необычных животных, внезапность открытия и быстрая смена взглядов – особенность многих трудов о творчестве Дарвина.

Оказывается, нет убедительных доказательств того, что Дарвин во время путешествия уже стал эволюционистом. Более того, имеются прямые и косвенные данные о том, что в ту пору Дарвин ещё оставался креационистом, т. е. придерживался концепции постоянства видов и верил в Божественную идею сотворения видов. Одно из таких свидетельств – письмо Дарвина немецкому ботанику О. Захариусу, датированное 1877 годом. Письмо настолько маленькое и конкретное, что его можно здесь и воспроизвести: «Во время моего плаванья на корабле “Бигль” я верил в постоянство видов, но, насколько могу припомнить, смутные сомнения иногда мелькали в моём уме. По возвращении домой осенью 1836 г. я тотчас же начал готовить мой “Дневник [путешествия]” для печати и увидел тогда, как много фактов указывает на общее происхождение видов; так что в июле 1837 г. я начал вносить в записную книжку все факты, которые могли иметь отношение к этому вопросу; но лишь

спустя два или три года я пришёл к убеждению, что виды изменчивы» [9:253]. Другое свидетельство – небольшая рукопись «Геологические заметки» (1835), которая хранится в библиотеке Кембриджского университета среди 130 томов архива Дарвина. Из «Геологических заметок» видно прямое влияние «Принципов геологии» Ч. Лайеля (Lyell Charles, 1797–1875), которые Ч. Дарвин тщательно изучил. Объясняя причины вымирания млекопитающих Южной Америки, Дарвин отвергал теорию катастроф, с помощью которой Ж. Кювье (Cuvier Gournes, 1769–1832) пытался объяснить смену господствующих групп животных в истории Земли. Как и Ч. Лайель, Дарвин черпал аргументацию против этой теории в концепциях баланса природы: вымирание видов происходит постепенно (градуально), а сами виды постоянны. А. И. Кафанов [16:20] подробно проанализировал влияния идей Ч. Лайеля на биогеографические воззрения Дарвина, и пришёл к убедительному выводу, что ещё в 1837–1838 гг в Первой записной книжке по трансмутации видов Дарвин принимал не только идеи о вертикальном движении земной коры, но и допускал существование «Пацифиды» – гигантского суперконтинента, объединявшего все современные материки, и располагавшегося в экваториальной части Тихого океана. В книге А. И. Кафанова (2005) широко показана связь геологии и биологии в трудах Ч. Лайеля и такой «новейший синтез» целиком был воспринят Дарвином в трудах по геологии, зоологии и теории эволюции.

Воззрения Лайеля послужили для Дарвина сильным источником знаний в пользу идеи постоянства видов. Лайель мастерски синтезировал самые многочисленные аргументы, но базовыми для него были концепции «экономии природы» и «политики природы» наиболее ярко сформулированные в трудах К. Линнея (von Linne Carl, 1707–1778). В диссертации 1749 г., названной «Экономия природы», К. Линней писал, что каждый вид приспособлен к среде обитания, для того, чтобы в природе царил общий порядок. Место вида в экономике природы определяется совокупностью климатических факторов, поэтому существующие виды идеально приспособлены к среде обитания. Идеи Линнея оказали влияние на развитие естественной истории и теологии в Великобритании. Так, например, английский теолог, хорошо образованный в области естественных наук У. Пэйли (Paley William, 1743–1805) писал о полной экономии, царящей в природе, которая создаётся гармоничными отношениями между частями животного и его отношением к среде обитания. «Я снова сравниваю природу с мануфактурой: одна часть соответствует другой части и каждая часть конечному результату» [42:288]. Сравнивая деятельность организма с мануфактурой, Пейли разделял их в зависимости от отношения организмов к пище, таким образом он различал хищников и паразитов. Наличие сложных пищевых цепей

в природе, по мнению У. Пейли, свидетельствует об одноактном творении растений и животных.

Именно в классической концепции экономии природы и естественной теологии Лайель видел решающий источник аргументов, направленных против эволюционизма. Он исходил из того, что число мест в экономии природы является строго лимитированным, место видов в экономии природы признавал как явление прежде всего детерминированное абиотическими факторами. «Слово "станция" означает особое свойство той местности, в которой каждый вид привык существовать, и относиться к климату, почве, влажности, свету, высоте над уровнем моря и другим подобным условиям» [21:316]. Если бы новые виды возникали естественным путем, то им не нашлось бы места в природе, так как все места уже заняты существующими видами. Лайель допускал изменения в экологическом балансе, в результате которых виды могут постепенно вымирать. Вымирание создает благоприятные условия для творения новых видов. Локальное вымирание и творение видов формируют баланс и гармонию природы. Лайель допускал борьбу между видами, которая влияет на их распространение и вымирание [2].

Причина постоянства видов состоит ещё и в том, что вариации в природе строго лимитированы и их не хватает для возникновения новых видов. Более того, Лайель целиком повторил серию доводов Пэйли о существовании в природе совершенных адаптаций организмов к той среде, где они обычно живут и, которые никак не могли возникнуть естественным путем. Аргументация Пэйли широко разошлась по трудам естествоиспытателей, а его основной труд «Естественная теология» переиздавался много раз, что, естественно, говорит о спросе на книгу. В концепции Лайеля, конечно, присутствовали элементы синэкологических идей. Однако их трактовка базировалась на представлении о тесной и абсолютно совершенной коадаптации видов, что и создаёт невозможность эволюции. И в этом вопросе Лайель прямо следовал за мыслями Пэйли. Дарвин не только через труды Лайеля был хорошо знаком с работами Пэйли. С 1827 по 1831 гг. Дарвин был студентом богословского отделения Кембриджского университета, и труды Пэйли были обязательным чтением студентов. Самую разнообразную аргументацию в пользу Творения мира Дарвин, как говорить, знал «на зубок».

Лайель выдвинул идею, что географическое распространение современных видов прямо связано с историей жизни на Земле. Бесспорно, акцентируя внимание на виде, а не на каком-либо другом таксоне, и его географическом распространении, Лайель подготовил почву для будущих эволюционных открытий, но эволюционные подходы в биогеографии пришлось создавать уже новому поколению учёных, к которому принадлежал и Дарвин.

Весь творческий багаж Лайеля Дарвин целиком взял на вооружение. Основным источником «Галапагосской легенды» служили «Орнитологические заметки» Дарвина, опубликованные в полном объёме лишь в 1963 г. Считалось, что заметки относятся ко времени его пребывания на Галапагосских островах. Наиболее интересные выдержки из заметок впервые были опубликованы в 1935 г. в связи со столетием пребывания Дарвина на островах [см.:23]. С той поры и стало широко бытовать мнение, что эволюционный фермент начал работать у Дарвина на Галапагосах. Сейчас более точно установлено время записей, известных как «Орнитологические заметки». Они производились значительно позднее, летом 1836 г. когда «Бигль» двигался от м. Доброй Надежды к о-ву Святой Елены. В это время Дарвин обрабатывал зоологические коллекции и, касаясь трёх видов галапагосских пересмешников, он писал о них как о разновидностях. Вместе с тем в некоторых отрывках высказывалось сомнение в постоянстве видов, что и дало повод некоторым историкам и членам семьи Дарвина говорить о раннем формировании эволюционизма Дарвина [см.: 25].

Трактовка изменчивости, данная Дарвином в «Орнитологических заметках», вполне укладывается в представления о постоянстве видов. Концепция о постоянстве видов допускает изменчивость по ряду признаков при его расселении в необычные условия существования (острова, архипелаги). Такие локальные расы и назывались вариететами или разновидностями. Но изменения никогда не достигают видового ранга. Линней и Лайель допускали такую «ограниченную эволюцию», и в то же время отрицали естественное происхождение видов.

И все же наблюдениям над пересмешниками легче всего было придать эволюционное звучание, так как Дарвин знал, что различные формы заселяют разные острова Галапагосского архипелага. Однако не пересмешники, а вьюрки Галапагосов чаще всего рассматриваются в качестве объекта, изучение которого превратило Дарвина в эволюциониста во время пребывания на островах. К сожалению, версия с вьюрками сейчас выглядит совершенно несостоятельной.

Систематика вьюрков была выполнена Дарвином таким образом, что ни о каком эволюционном подходе даже не может идти речь. Виды классифицировались по внешним признакам (оперение), а размеры и форма клюва использовались в качестве ключевых признаков для выделения систематических единиц выше уровня вида. Если бы Дарвин был эволюционистом, он не стал бы настаивать на жёстком разделении видовых признаков и ключевых признаков, характеризующих систематические единицы надвидового ранга. Дело в том, что признаки, определяющие род, например, у материко-

вых видов, могут широко варьировать у этой же группы организмов при колонизации новых сред обитания (например, островов и архипелагов). Размер и форма клюва у птиц определяют тип питания, а по типам питания на континентах обычно различаются роды. На архипелаге же все по-иному. В случае, когда несколько представителей одного вида достигают океанического архипелага и дают широкий спектр адаптивной радиации, осваивая новые трофические ниши, то признак, определяющий род на материке, превратится в признак, по которому будут отличаться близкородственные виды. Таким образом, с эволюционной точки зрения деление на видовые и надвидовые признаки носит весьма условный характер.

Действительно, Дарвин открыл на Галапагосских островах эндемичную группу воробьиных и исследования этой интересной группы постоянно возрастают. При этом в самых неожиданных аспектах, включая и проблемы молекулярной биологии развития. Именно изучение этой группы птиц привело к представлениям о видообразовании как о процессе, включающем стадию инвазии, географической изоляции, за которой следует дифференциация пространственно-трофических ниш в зонах вторичных контактов ранее изолированных популяций. Такие современные воззрения на эволюцию вьюрков Галапагосских островов впервые были изложены в знаменитой книге английского орнитолога Д. Лэка «Дарвиновы вьюрки» [20:4]. Сам Дарвин нигде не высказывал подобных взглядов, но после публикации книги Лэка многие стали думать, что он лишь «переоткрыл» Дарвина.

Таким образом, не существует веских доказательств того, что во время кругосветного путешествия на «Бигле» Дарвин превратился в убежденного эволюциониста. Однако как же всё это произошло?

1.2. Превращение в эволюциониста. Дарвин среди специалистов

Мало внимания обращалось на то, что Дарвин в августе 1838 г. предельно ясно писал о времени своего превращения в эволюциониста. К этим высказываниям следует отнестись особенно внимательно, так как события были очень близкими, а впечатления непосредственными и яркими. «В июле начал Первую записную книжку о «Трансмутации видов» Начиная приблизительно с прошедшего марта <марта 1837 г. – автор> был сильно поражен характером южноамериканских ископаемых и современных видов Галапагосского архипелага. Эти факты (особенно последний) положили начало всем моим воззрениям» [11:131]. Дарвин не только указал время своего становления как эволюциониста, но и назвал

источники (палеонтология, биогеография), сыгравшие решающую роль в этом. Что же послужило толчком к перемене во взглядах Дарвина?

В январе – марте 1837 г Дарвин имел научные контакты с палеонтологом и сравнительным анатомом Р. Оуэном (Owen Richard, 1804–1892), который обрабатывал его коллекции южноамериканских вымерших животных. Оуэн сообщил, что ископаемые гигантские неполнозубые из раннечетвертичных отложений Патагонии являются представителями ныне существующих групп. Эту информацию Дарвин получил от Лайеля. 23 января 1837 г Оуэн послал письмо Лайелю, в котором сообщал о работе с коллекцией Дарвина. Результаты исследований Оуэна были включены в президентский адрес, направленный Лайелем Лондонскому геологическому обществу 17 февраля 1837 г. Значение этих исследований Лайель сформулировал так: «Благодаря изучению этих ископаемых установлен факт, что тип организации, характерный для млекопитающих Южной Америки, развился на континенте в течение длительного периода времени. Причём времени было достаточно для того, чтобы многие из больших видов четвероногих могли вымереть... Семейство броненосцев встречается в настоящее время лишь в Южной Америке, и здесь имеются *Megatherium* и два других гигантских представителя того же самого семейства...» [3:12–13]. Такое заключение могло способствовать поиску генетической связи между вымершими и современными животными.

В это же время на заседаниях Лондонского зоологического общества, в которых принимал участие и Дарвин, опытный орнитолог и художник птиц Дж. Гулд (Gould John, 1804–1881) докладывал результаты исследований орнитологических коллекций Дарвина. Гулд установил, что 25 из 26 наземных птиц Галапагосских островов родственны птицам Южной Америки, и высказал предположение, что три формы пересмешников, обитающие на разных островах, являются самостоятельными видами. Самое главное, Гулд первым использовал размер и форму клюва у вьюрков Галапагосских островов в качестве таксономического признака, что как раз и запрещено было правилами систематики, и выделил 14 эндемичных видов, которые составили близкородственную группу, названную им родом *Geospiza* [3:13–14]. Удивительно, что Гулд не был и никогда не становился эволюционистом, но интуиция орнитолога, которая приобретается в течение многих лет работы, как говорится, своё дело сделала. Его классификация без больших изменений существует и в современной науке.

Можно лишь догадываться об использовании Дарвином информации Гулда о птицах Галапагосских островов. Пересмешники могли помочь Дарвину перейти от ограниченного внутривидового

эволюционизма к идее изменчивости видов, а вьюрки Галапагосских островов в классификации Гулда – увидеть связь между эволюцией видов и эволюцией надвидовых таксонов. Однако ясных представлений о конкретных путях эволюции Дарвин в то время не достиг. По-видимому, биогеографическая и таксономическая информация приобрела особенно важный смысл в комбинации с ранее добытыми палеонтологическими данными. Но прямых доказательств однозначной причинно-следственной связи между изучением каких-либо конкретных видов современных или вымерших животных и становлением Дарвина как эволюциониста пока не найдено. Реконструкции в этой области явно носят гипотетический характер.

Таким образом, путешествие на «Бигле» действительно повлияло на взгляды Дарвина, но лишь в ретроспективе. Впоследствии он осмысливал научные результаты того путешествия в период, когда принимал участие в жизни научных обществ Англии, общаясь с ведущими специалистами и философами. Изучение особенностей фауны и флоры Галапагосского архипелага, которое было связано с ростом теоретического понимания биоты островов в целом, скорее всего, сыграло решающую роль. На протяжении 22 лет Дарвин постоянно расширял и углублял теоретическое осмысление фауны и флоры Галапагосских островов и завершил его публикацией «Происхождения видов».

1.3. Дарвин – сальтационист. Красная записная книжка

Долгое время считалось, что Первая записная книжка с заметками по изменчивости видов, начатая Дарвином в июле 1837 г. – единственное свидетельство его ранних эволюционных взглядов, так предполагал и сам Дарвин в более поздние годы, когда писал воспоминания или делился ими в письмах. С. Л. Соболев и Д. Н. Некрасовым Первая записная книжка по вопросам эволюции переведена на русский язык и опубликована в последнем девятом томе академического собрания сочинений Дарвина в 1959 г. [10]. На русском языке она вышла годом раньше, чем в Великобритании. Соболев быстро готовил перевод по фотокопиям, которые он получал из Британского национального музея естественной истории. Соболев думал над изданием всех записных книжек Дарвина на русском языке, так как планировалось подготовить полное академическое собрание сочинений Дарвина в 12-ти томах. Но этот план так и не был реализован. Соболев настолько мечтал об этом, что даже «застраховался», так как в случае его кончины, работу должен был продолжить А. Л. Зеликман, который работал над новой редакцией «Происхождения видов». Работа Зеликмана не увидела свет, но мно-

гие его коррективы, внесённые в перевод К. А. Тимирязева, были использованы Я. М. Галлом, Я. И. Старобогатовым и А. Л. Тахтаджяном при подготовке нового издания, вышедшего в серии «Классики науки» в 1991 г. и переизданного с дополнениями в 2001 г. [12].

Настоящим историко-научным открытием стала публикация Красной записной книжки Дарвина в 1980 г. Она состоит из двух частей. Первая создавалась во время путешествия с мая по конец сентября 1836 г. и посвящена проблемам геологии. Труднее установить дату написания второй части. Скорее всего, она была написана в конце марта 1837 г. поскольку принятая в ней классификация вымерших и современных животных даётся Дарвином в той форме, в какой она сложилась после консультаций со специалистами. Интересно, что Красная записная книжка может рассматриваться в качестве «переходной», между «морскими» и «сухопутными» записями Дарвина. Она представляет хорошую комбинацию геологических, зоологических и ботанических данных, которые отражают широкие познания гениального натуралиста. Красная записная книжка – общий «предок» будущих основных исследовательских интересов Дарвина не только в области теории эволюции, но и в зоологии беспозвоночных животных, и в ботанике.

Из анализа Красной записной книжки действительно можно сконструировать вполне определённую первую модель эволюции Дарвина, так как он оставил записи по таким кардинальным вопросам, как происхождение видов, адаптация и вымирание.

Из каких же источников вырос эволюционизм Дарвина, изложенный в Красной записной книжке? Думается, прежде всего, из личного опыта. Однако до публикации Красной записной книжки никто не мог представить себе, что первоначальная система взглядов Дарвина на процесс эволюции была изложена в форме внезапного и резкого происхождения новых видов. Какие факты прежде всего повлияли на Дарвина при оформлении взглядов о внезапном и резком происхождении видов?

14 марта 1837 г. Гулд доложил на заседании Лондонского Зоологического общества, что Дарвин открыл в Южной Америке интересную форму страуса, которая имеет меньшие размеры тела, чем известный вид (*Rhea americana*). Гулд возвёл новую форму в ранг самостоятельного вида и в честь Дарвина назвал его *Rh. darwini*. Дарвин присутствовал на этом заседании общества, и такая информация не могла не подтолкнуть его к размышлениям. На «Бигле» Дарвин сомневался в том, были ли описанные Гулдом виды настоящими видами или всего лишь формами, принадлежащими к одному виду. Но Гулд обладал высочайшим авторитетом, как орнитолог-систематик. Что же следовало из новой информации и опыта Дарвина? Дарвин знал, что ареалы двух близкородственных

видов страусов частично перекрываются. Уже эта информация могла его побудить к рассуждениям, противоречащим воззрениям Лайеля. Как, например, два близкородственных вида могут выжить в области перекрывания ареалов? Ведь подобная ситуация всегда анализировалась Лайелем в аспекте конкурентного вытеснения видов. Далее, Ж. Б. Ламарк (Lamarck Jean Baptiste, 1744–1829) утверждал, что между близкородственными видами существует нечувствительная градация. В данном случае близкородственные виды резко различались по размерам.

Дарвин получил также важную информацию от Оуэна, относительно вымерших, и современных видов неполнозубых Южной Америки. Лама – характерный вид Южной Америки, который живёт в аридной зоне Патагонии. Среди экземпляров коллекции ископаемых из Патагонии у Дарвина было млекопитающее, которое описал Оуэн как *Masrauchenia* и отнёс к *Camellidae*. Дарвин постоянно держал в уме эту вымершую ламу. Климат Патагонии существенно не изменился со времени существования вымершей ламы. Естественно, встал вопрос, как объяснить вымирание.

Проблемы страусов и ламы решались Дарвином удивительным образом. В зоне перекрывания ареалов двух близкородственных видов один вид «покушается» на другого, т. е. вытесняет конкурента и изменения происходят одним ударом. Иначе говоря, если эволюционные изменения происходят, то они происходят путём внезапных сальтационных преобразований. Причины вымирания ламы Дарвин объяснял за счёт старения вида, т. е. виды имеют программу существования точно так же как и индивид. Старение вида и есть основная причина его вымирания.

Общий эволюционный вывод о сальтационном или внезапном видообразовании Дарвин сделал на основе синтеза данных биогеографии и палеонтологии. При этом он впервые перевёл биогеографические факты (горизонтальные отношения) во временной аспект (вертикальные связи).

При переходе от идеи о постоянстве видов к эволюционизму Дарвин пытался оценить эволюционную значимость разных форм размножения. Аналогия между индивидом и видом составила основу его анализа. Следовательно, между этой аналогией и ранним эволюционизмом Дарвина существует прямая связь. В принципе он мог и не касаться этой проблемы. Но уже в Красной записной книжке Дарвин понял, что проблема размножения требует решения с точки зрения эволюционной методологии. Это не означает, что весной 1837 г. для него было ясно всё, что касается проблем воспроизведения. Скорее всего, они были лишь поставлены и получили более полное решение в его следующей модели эволюции. Вначале Дарвин пытался связать воедино все формы воспроизведения. Но

вскоре он понял, что половое и бесполое размножение сильно отличаются друг от друга. Он явно отдавал предпочтение половому размножению в эволюционном процессе и прямо писал, что асексуальное размножение лишь копирует родителей.

Итак, к весне 1837 г. Дарвин не только стал эволюционистом, но и предложил первую модель эволюции. Он использовал эволюционизм для объяснения труднейших фактов биогеографии и палеонтологии. При этом он полностью отказался от градуальной (ступенчатой и постепенной) модели эволюции Ламарка. Первая эволюционная конструкция Дарвина, говоря современным языком, была сальтационистской, или другими словами, он верил во внезапное происхождение видов путём резких и крупных изменений, такой тип эволюционизма в то время мало чем отличался от представлений о внезапном творении видов. Поэтому легко можно усомниться в том, действительно ли он был эволюционистом или Дарвин просто фактически подтверждал идею Творения видов. В то же время, объясняя вымирание видов, он пришёл к аналогии «вид как индивид». На этой основе Дарвин объяснял вымирание как процесс старения вида. Эта же аналогия или метафора позволила ему связать проблемы воспроизведения и эволюции. Он не нашёл идеи, позволившей объединить половое и бесполое размножение в единую теоретическую конструкцию. В итоге самый ранний эволюционизм Дарвина лучше уживался с представлениями о ведущей роли полового размножения в эволюции.

1.4. Ступенчатая (градуальная) модель эволюции без естественного отбора

Как уже упоминалось, с 1837 г. Дарвин ввёл систематические записи по теории эволюции, которые сохранились в виде четырёх записных книжек по трансмутации видов. Эти книжки были опубликованы Британским музеем естественной истории в 1960 году и явились базовыми для исследований его ранних эволюционных воззрений.

Первую записную книжку по трансмутации видов Дарвин начал с обсуждения ключевых положений своей теории и в рамках нового подхода изложил вопрос о важности размножения в эволюционном процессе. Уже в первых записях, анализируя половое размножение, Дарвин дал ответ на вопрос о его эволюционном значении. Более того, суть новых эволюционных воззрений Дарвина, оказалась очень близкой в идейном и тематическом плане к взглядам Ламарка на роль среды в создании изменчивости и эволюции видов. «Мы знаем, что мир подвержен циклу изменений температуры и всех

других обстоятельств, которые воздействуют на живые существа. Мы видим, что молодь живых существ непрерывно становится изменённой, или подвергается варьированию в соответствии с обстоятельствами: семена растений при посеве в плодородную почву производят много форм, между тем как новые особи, произведённые почками, константны, следовательно, мы видим, что образование потомства [размножение], по-видимому, здесь есть средство варьирования, или адаптации. Кроме того, мы знаем, что в процессе образования потомства даже разум и инстинкт находятся под воздействием [условий существования]» [31:41]. В этом отрывке в сжатом виде Дарвин уже сформулировал ключевые моменты своей теории. Изменения в обстоятельствах, по Дарвину, влияют на генеративный процесс, вызывая создание молодежи, которая отличается от их родителей. Эти отличия носят адаптивный характер. Таким образом, перемена во внешних условиях создаёт «тенденцию варьировать». Предполагается, что органические изменения автоматически являются адаптивными.

Дарвин довольно подробно изложил своё понимание воспроизведения организмов и его участия в создании адаптивных изменений. Идея состоит в том, что при половом размножении зародыш проходит через серию стадий, которые являются рекапитуляцией (повторением) предковых форм. «[Организм] наделён известным своеобразием (и наделён силой адаптации при посредстве истинного воспроизведения), имеется в виду, что каждая ступень прогрессивного возрастания организации, будучи повторена в матке, воспроизводит путь, который был пройден в процессе формирования данного вида» [31:40]. Как же этот процесс создаёт адаптацию?

Во Второй записной книжке этот вопрос изложен более подробно [32:76]. Как и ранее, Дарвин не даёт ответа на вопрос, почему изменения в яйце всегда создают адаптивные изменения в потомстве. Возможно, что в Третьей записной книжке Дарвина наиболее полно изложены взгляды на роль полового размножения в эволюции. «Истинная генерация даёт силу адаптации. Здесь, вероятно, существует закон природы... Любой орган, который не используется, должен поглощаться. Этот закон действует против наследственной тенденции вызывать абортивные органы... Происхождение этого закона есть часть репродуктивной системы. Значение части хорошо для целого» [33:147].

Теперь следует собрать вместе все рассуждения Дарвина о размножении, изложенные в трёх записных книжках. Внешние перемены воздействуют на репродуктивную систему организмов и «информируют» о потребностях потомства. В результате возникают вариации. При этом воздействие условий на репродуктивную систему может происходить у животных через ум или привычки родителя.

Если всё это имеет место, то, кажется, проблема решена. «Может ли желание родителя создать какой-либо признак в потомстве? Если да, то адаптивность вида посредством размножения в ряду поколений объяснена» [31:67].

В этот период Дарвин остался верным двум центральным положениям своей теории: органическое изменение – есть аккомодация к обстоятельствам, и эта аккомодация происходит преимущественно через половое размножение. Адаптация – конечная цель размножения. Здесь важно следующее. Если в теории естественного отбора вариации размножаются и уже на них действуют борьба и естественный отбор, то в более ранней версии вариации сами по себе представляют огромную ценность для вида, так как создают адаптации.

В Красной записной книжке подразумевалась ключевая роль монстров (сальтаций) в видообразовании. Каково отношение Дарвина к этой проблеме в связи с созданием теории адаптации посредством размножения вариаций? Он предположил, что монстры отличаются от адаптивных вариаций лишь тем, что они не сохраняют адаптивное значение на протяжении всей своей жизни, иначе говоря, у монстров происходит ненормальное индивидуальное развитие, и они погибают. Видимо по этим соображениям Дарвин практически отказался обсуждать роль сальтационных изменений в эволюции. Он просто потерял интерес к этому важнейшему вопросу.

Закон адаптации посредством смены поколений был направлен на объяснение Гармонии и Баланса природы. Подобные законы искали многие современники Дарвина с целью объяснения Гармонии между органическим и неорганическим мирами. В 1830-е гг. хорошо известный принцип адаптации имел под собой солидную фактическую основу и трактовался как благожелательная деятельность Творца. В этих исторических условиях Дарвину чрезвычайно трудно было найти эволюционную интерпретацию самого принципа адаптации.

Закон адаптации посредством смены поколений находился в тесной связи с другими законами. Вполне можно выделить четыре закона: слитной наследственности, или закон смешанных (отдалённых) браков (*law of intermarriages*); закон гибридов, включая стерильность и реверсию к родительским формам; наследственное фиксирование признаков; потери признаков при близкородственном скрещивании. История генетики во времена Дарвина довольно хорошо освещена в литературе [1].

В те годы любая общеприимная биологическая теория должна была объяснить, почему виды представляются постоянными во времени и в пространстве. Тенденция к варьированию путём генерации, по мнению Дарвина, находилась в конфликте с массой фактов из разных разделов естественной истории. Ответ последовал мгновенно. «Прекрас-

ный закон смешанных браков, сочетающих признаки обоих родителей, и затем эти признаки увеличиваются до бесконечности» [31:41].

Закон отдалённых скрещиваний Дарвин обсуждал в связи с постоянством или трансформацией вида в пространстве и во времени. В этом аспекте явление слитности имеет место среди представителей одного вида, живущего в границах определённого ареала. Слитность как закон представляла для Дарвина не физиологическое, а биогеографическое значение. Но чем благоприятна слитность? При слитности возникающие вариации будут равномерно распределяться среди «поселенцев» страны. Представление о слитном характере наследственности было характерно для Дарвина и в 1837, и в 1859 гг., но оно не служило тормозом для развития эволюционных идей. Существовала полная совместимость между слитной генетикой и эволюционизмом Дарвина.

В июле 1837 г. и позднее Дарвин чётко сформулировал свою ступенчатую или градуальную модель эволюции. Трансформация вида идёт постепенно вслед за длительными переменами в среде его обитания. Взгляд на эволюцию как на ступенчатый, линейный процесс в ограниченном смысле напоминал концепцию Ламарка. Но самое интересное состоит в том, что в Красной записной книжке такой сорт градуализма Дарвин полностью отвергал. В 1837–1838 гг. он как бы вывел градуализм из «полового механизма». Проблема слитной наследственности оказалась столь важной в теории Дарвина, что он возвращался к ней и при обсуждении многих других проблем.

Дарвин хорошо понимал, что для его теории должны быть найдены законы, которые способны были бы объяснить сохранение изменения в виде вариации после того, как оно возникло. Для решения этой проблемы он собрал много фактов и обобщений из теории селекции, естественной истории, которые имеют отношение к скрещиванию и гибридизации [1]. Гибриды должны быть стерильными, они склонны к большему сходству с одним из родителей. Когда фертильное потомство возникает в результате скрещивания, то в следующих поколениях оно имеет тенденцию возвращаться к родительским типам. Среди достаточно несхожих форм существует «отвращение к отдалённым скрещиваниям» и чем больше они отличаются друг от друга, тем более скрещивание становится физически невозможным. Уже в Первой записной книжке Дарвин думал об этих ситуациях в связи с эволюцией и даже более конкретно – видообразованием. «Как только какой-либо вид образовался посредством сегрегации или перемен в части страны, отвращение к скрещиванию не столь близких сородичей поддерживается в нём» [31:44].

Третий закон достаточно важен и разнороден. Дарвин называл его «моя теория размножения». Существуют признаки, которые наследственно инертны, т. е. они сохраняются в большом числе поко-

лений. Как правило, эти признаки, которые более закреплены в самом начале своего возникновения. Они-то и становятся наследственными. Этот закон был заимствован Дарвином из работ британского ихтиолога и орнитолога У. Ярелла (William Yarell, 1784–1856): при скрещивании гибриды более похожи на более старые расы; признаки старейшей разновидности выражены в потомстве ярче. Последний закон породил множество вопросов в уме Дарвина. «Можно ли утверждать, что размножение вариаций создает молодь, которая способна производить себе подобных? Наследственны ли монстры? Имеет ли атавизм отношение к этому закону? Локальные разновидности образуются с крайней медленностью, даже когда изоляция от общих обстоятельств эффективна» [32:88]. Дарвин привёл много примеров, по его словам, ненаследования признаков монстров [32:91–92].

Наиболее важная сторона закона наследственной инертности состоит в его эволюционном приложении. Этот аспект проблемы также изложен во Второй записной книжке. Дарвин обнаружил тесную связь между законами наследственной инертности и законом размножения. Первый закон был направлен на объяснение причин сохранения адаптивных вариаций. В этом отношении закон наследственной фиксации был уже собственным творением Дарвина, и выдвигался в качестве доказательства теории трансформации.

Четвёртый закон – инбридинг – был принят многими селекционерами, и задача Дарвина состояла в том, чтобы этот закон интегрировать в свою теорию. Закон инбридинга, скорее всего, указывает путь эволюционных изменений в малых популяциях, где частота близкородственных скрещиваний неизбежна. В больших же популяциях инбридинг не создаёт эволюционных изменений: «когда два очень схожих индивида объединяются, их потомство будет похожим на обоих». Кроме того, пишет Дарвин, «инбридинг подобен асексуальному размножению, делая всех особей схожими» [35:164–165].

Итак, к сентябрю 1838 г. Ч. Дарвин обладал набором принципов, или законов, которые, как он думал, объяснили роль полового размножения в формировании эволюционных изменений. Даже постоянно слабые перемены в среде (суровость зимы, локальные перемещения животных) вызывают слабые индивидуальные различия в строении, инстинкте, уме. Эти слабые различия, естественно, сливаются или подвергаются реверсии [33:149]. Из закона Дарвина о наследственности признаков следует, что одни структуры более изменчивы, чем другие. Именно постоянно медленные геологические изменения способны создавать вариации, которые затрагивают более стабильные внутренние части организмов. Если большие внешние перемены воздействуют на особи, населяющие часть непрерывного ареала, то скрещивание с родительской формой может

предотвратить полную адаптацию. Но если такие перемены воздействуют на все особи, населяющие, непрерывный, континентальный ареал, или если они воздействуют на изолированную основную группу особей вида, то органическое изменение будет накапливаться. Изменения, которые сохраняются во многих поколениях, все более становятся фиксированными в наследственной конституции. Следовательно, если новый вид приходит в контакт с неизменным родительским видом, то они будут скрещиваться, а если это произойдет, то потомство будет стерильным. Слияние, таким образом, не сгладит изменения.

Хотя законы размножения сами по себе не могли объяснить адаптацию, Дарвин это не очень беспокоило. Эти законы служили другим целям, таким, например, как объяснение однообразия видов, стерильности гибридов, реверсии и др. Но каково основание для существования законов? Законы представляют собой Систему, созданную Творцом, и служат целям единства между органическим и неорганическим мирами. Таким образом, трансформизм вполне укладывался в теологическое видение мира. Ведь законы генерации или размножения как уникальный продукт Творца являются законами трансформации.

1.5. Видообразование и филогения

Именно во взглядах Дарвина на видообразование вполне чётко видны контуры его первой градуальной модели эволюции. Эта модель, родилась из его первоочередной задачи объяснить географическое распространение видов. Уже из Красной записной книжки видно, что биогеография была важнейшим источником доказательств, превративших его в трансформиста.

Дарвин рассматривал две основные биогеографические ситуации: широко расселённые материковые виды и малочисленные изолированные виды, обитающие на островах. Когда он приложил свою теорию размножения к первой ситуации, то пришёл к выводу, что материковые виды являются, как правило, высокостабильными. Эта константность и морфологическое однообразие поддерживаются законом отдалённых браков. Поэтому эволюция у таких видов имеет пределы, которые сдерживают увеличение числа видов (видообразование).

Чтобы решить проблемы видообразования, Дарвин обратился к анализу островных видов. Именно обращение к островам дало возможность Дарвину обсудить «континентальную» проблему и проблему увеличения числа видов. При этом он сделал это в рамках предложенного «полового механизма». Слитный характер наследственности несколько не мешал трансформизму Дарвина. Виды

лишь кажутся постоянными, но они медленно изменяются во все времена. Это был не только эволюционизм, но и самый настоящий градуализм, так как эволюционные преобразования, по Дарвину, происходят медленно и небольшими ступенями.

Однако «островной» подход позволил Дарвину создать новую модель эволюции, которая включала географическую изоляцию и инбридинг. Изоляция в новых условиях обеспечивает наследственную адаптацию и, следовательно, трансформацию вида. Новая идея Дарвина была также основана на другом аспекте полового воспроизведения – инбридинге. Изоляция пары особей давала возможность сохранить тенденцию варьировать путём размножения во многих поколениях.

В историческом контексте важно отметить, что объяснение Дарвином видообразования путём изоляции оказало самое разнообразное воздействие на его теорию. Идея пространственной или географической изоляции позволила Дарвину найти сильный аргумент в пользу эволюционизма и разработать новую стратегию для объяснения быстрой эволюции и увеличения числа видов. В конечном итоге представления о быстром росте числа видов создали основу идеи о ветвящейся филогении.

По сути дела, Дарвин предложил две модели происхождения видов: видообразование путём кумулятивного изменения (строго линейный трансформизм) и видообразование посредством изоляции. Каждое объяснение было стимулировано географическим началом: непрерывные области для линейного изменения и острова для увеличения числа видов путём изоляции. «Согласно этой точке зрения, животные на изолированных островах должны стать различными, если достаточно долго содержать их раздельно в слегка различных условиях. Таковы, например, галапагосские черепахи, пересмешники, фолклендская лисица, лисицы с о-ва Чилоэ» [31:42].

Ключевым моментом для доказательства связи между видообразованием и филогенией служит знаменитая фраза: «Изменения, как мы видим в пространстве, могли происходить и во времени» [31:43]. В основе этой идеи – ассоциации, связанные с образованием популяции южноамериканских страусов континентального вида, а не вида, обитающего на островах. Затем, когда Дарвин пришёл к первой из двух диаграмм древа (коралла) жизни, он показал, что ветвление может начаться с одной точки. Ещё раньше он особо отметил, что «организованные существа представляют собою древо, нерегулярно ветвящееся» [31:43]. Именно последние слова Дарвина свидетельствуют о том, что метафора «древа жизни» представляет собой комбинацию двух моделей видообразования. Прямолинейная модель даёт нерегулярность, а «изоляционная» – ветвление.

Обе модели видообразования возникли из взаимодействия между предложенным Дарвином половым механизмом и фактами географического распространения видов. Поэтому можно утверждать, что в конечном итоге и метафора древа жизни возникла из взаимодействия упомянутых факторов. Первые шаги перехода от видообразования к происхождению высших таксонов Дарвин обсуждал до изображения ветвящейся филогении. Так, например, он писал: «Согласно этому представлению о последовательном образовании видов мы можем видеть, почему какая-либо форма специфична для континентов: все [виды одного рода] – потомки одного предка» [31:42–43]. Вслед за этим Дарвин начал конструировать свою концепцию ветвящейся филогении. «Каждое последующее животное ветвится вверх, ведя к образованию различных типов организации» [31:43]. И лишь после этих слов он впервые употребил выражение «древо жизни». Эта метафора стала для Дарвина эмблемой не только филогении, но и всей теории.

В целом в теории Дарвина преобладал гармоничный взгляд на природу, что нашло свое выражение в идее совершенной адаптации. Сама попытка Дарвина открыть строгие законы природы говорит о том, что он рассматривал мир как гармоничную систему творения. В этом отношении Дарвин оставался в рамках британской культуры первой четверти XIX в. Здесь нет никаких противоречий, так как идея трансформизма не требовала каких-либо резких отклонений от традиционных концепций. Альтернативная перспектива появилась у Дарвина лишь после того, как он сформулировал теорию естественного отбора.

1.6. Возникновение идеи естественного отбора: научный и социальный контекст

А. В. Яблоков (2001) точно отметил, что возникновение идеи естественного отбора требует очень широкого анализа жизни и деятельности Дарвина в контексте викторианской Англии.

В литературе преобладает мнение Дарвина, что шотландские экономисты сыграли доминирующую роль в возникновении теории естественного отбора. Чтение Дарвином труда Т. Мальтуса (Malthus Thomas, 1766–1834) «Очерк о популяции» (1798) в сентябре–октябре 1838 г. буквально вызвало интеллектуальный взрыв и было решающим эпизодом в коренном преобразовании ранних теорий эволюции. Суть идеи Мальтуса состоит в том, что любая популяция животных и человека склонна увеличиваться в геометрической прогрессии. Но запас пищи увеличивается в прогрессии арифметической. Поэтому между членами популяции будет происходить интенсивная

индивидуальная борьба за пищу Численность любой популяции держится на постоянном уровне ещё и потому, что лимитирующими факторами выступают болезни и эпидемии.

Кроме того, бытует мнение, что влияние А. Смита на Дарвина было ещё более сильным. Действительно, теперь хорошо известно, что в течение решающих месяцев 1838 г. он изучал не только труды Мальтуса, но и А. Смита (Smith Adam, 1723–1790). Теория естественного отбора очень сходна с главной доктриной рыночной экономики. На философском языке это означает, что две теории являются изоморфными, т. е. структурно сходными, хотя предметы исследования у них разные. Суть свободной экономики состоит в том, что отсутствует какое-либо вмешательство в систему при помощи высших законов. Индивиды просто борются за персональную выгоду. В этой борьбе слабые в конкурентном отношении индивиды устраняются, и наступает равновесный баланс. Система Дарвина, работает точно в такой же манере, только ещё более безжалостно. Организмы борются за выживание и репродуктивный успех, и сверху нет никакой регуляции. «Невидимая рука» в экономике Смита действует и на эволюционной сцене и ведёт к элиминации всех факторов, независимых от экономического процесса.

При чтении трудов Смита Дарвин обратил внимание на рассуждения об обществе, состоящем из свободных индивидов. Уже здесь был заложен импульс к популяционному мышлению, на важности которого так настаивают М. Гизлен (Ghiselin, 2003) и Э. Майр (Mayr, 1991).

В разных источниках Дарвин указал, что круг его чтения в 1837–1839 гг. был необычайно широк. Много литературы он читал по философии, социологии и демографии (У. Уэвелл, Дж. Гершель, Д. Брэстер, О. Конт, У. Дирхэм) и статистике (А. Кэтле). В августе 1838 г. Дарвин прочитал обзор Д. Брэстера «Курс позитивной философии Конта», где имелись ссылки на исследования Кэтле (Quetelet Adolphe, 1796–1874). Такого рода материалы могли способствовать концентрации внимания Дарвина на количественных закономерностях в популяциях. Идеи Кэтле были хорошо известны в Англии. В 1833 г. он в очередной раз посетил Кембридж и на встречах с британскими учёными предлагал организовать статистическое общество, которое и было создано в 1834 г. в Лондоне. Кэтле вёл активную переписку с крупнейшим математиком и философом науки У. Уэвеллом (Whewell William, 1794–1866). Уэвелл в период с 1837 по 1840 гг. был президентом Геологического общества Лондона, а Дарвин в это же время был секретарём общества. Естественно, что Уэвелл и Дарвин часто встречались в это время на заседаниях. Благодаря широкому научному кругозору Уэвелла, деятельность этого общества существенно отличалась от работы других научных организаций: на его заседаниях весьма поощрялись дискуссии по

теоретическим проблемам геологии и философии науки. В 1830-е гг в Англии начала интенсивно развиваться философия науки, и Дарвин внимательно следил за литературой и дискуссиями. Так, в 1837–1842 гг когда Дарвин жил в Лондоне и работал над проблемой вида и происхождением коралловых рифов, шли дискуссии между Уэвеллом и Дж. Стюартом Милем (Mill John Stuart, 1806–1873) по проблеме научного метода. Дискуссия во многом касалась понятия «индукция». Она повлияла и на воззрения Дарвина. Хорошо известно, что термин «индукция» первоначально был использован Ф. Бэконом (Bacon Francis, 1561–1626) в противоположность «дедуктивному методу» Аристотеля. Ф Бэкон был родоначальником научной революции, но ведущие британские философы (Гершель, Уэвелл, Миль) понимали, что наука не состоит лишь из индуктивного метода. Почитая Ф. Бэкона, британские философы употребляли термин «индуктивный» в смысле «научный». Для астронома Уильяма Гершеля (Herschell William, 1792–1871) и Дж. Милля индукция – открытие эмпирических законов в фактах. В «Автобиографии» Дарвин указал, что он следовал бэконовскому методу. При оценке этих слов надо помнить обстановку в британской философии науки.

Важно и то, что в трудах британских философов и социологов идея индивидуальной конкуренции в капиталистическом обществе излагалась в виде количественной закономерности. Идея о конкуренции среди индивидов была ближе к мыслям Дарвина, чем типологические идеи биологов, геологов и теологов о межвидовой конкуренции, поддерживающей Баланс и Гармонию природы.

С середины 1837 по 1839 г Ч. Дарвин постоянно обращался к анализу причин наследственной изменчивости. Он, очевидно, полагал, что освещение этих вопросов существенно для объяснения механизма эволюции. Именно изучение проблем изменчивости привело Дарвина к широкому использованию материалов по гибридизации, селекции и одомашневанию животных и растений. Во Второй записной книжке (февраль–июль 1838 г.) возражения против эволюционной роли крупных наследственных изменений типа мостов, черпались Дарвином из материалов по селекции и доместикиции. Из этих же источников формировался набор аргументов против взглядов на универсальную роль гибридизации в эволюции [32]. Нет убедительных доказательств, что к идее случайной вариации Ч. Дарвин пришёл до открытия идеи естественного отбора или одновременно с её появлением.

С июля 1838 г постепенно начали складываться новые взгляды Дарвина на наследственную изменчивость. Записи, сделанные в Четвертой записной книжке (октябрь 1838 г – июль 1839 г.), свидетельствуют о том, что даже спустя несколько недель после чтения Мальтуса, идея случайной вариации ещё не стала частью его тео-

рии. 4 октября 1838 г Ч. Дарвин сделал такую запись: «... изменение формы является иногда адаптацией расы к некоторым изменённым обстоятельствам» [34:160]. Этот отрывок звучит как в период до чтения трудов Мальтуса, так как указание на расу подразумевает, что все особи варьируют в одном направлении. И об этом Дарвин писал несколько раз.

Скорее всего, лишь к марту 1839 г случайная вариация стала важной частью теории Дарвина [34:172]. Любопытно, что, обсуждая роль случайных вариаций в эволюции, Дарвин использовал сельскохозяйственный материал. Это ещё раз подтверждает, что сельскохозяйственный материал и материалы по одомашневанию животных и растений сыграли важнейшую роль в формировании новых взглядов Ч. Дарвина на изменчивость.

Э. Майр [38] тонко подметил, что из исследований животноводов Дарвин приобрёл ряд ценных концепций. Наиболее важной среди них было подчеркивание индивидуальности каждого члена стада. Это было важнее, чем практика искусственного отбора. Под воздействием исследований животноводов у Дарвина, началось формирование популяционного мышления. В середине 1838 г Дарвин читал брошюры по разведению животных, написанные Дж. Себрайтом и Дж. Уилкинсом. Оба автора писали о действии искусственного отбора по аналогии с гибелью животных в природе.

Безусловно, материалы по одомашневанию животных и растений сыграли важную роль в становлении идеи естественного отбора. Но нет убедительных доказательств тому, что до чтения трудов Мальтуса Дарвин обладал идеей случайной вариации. Ранее он много писал о вариации, но всегда отмечал адаптивный характер любой вариации, так как она может возникнуть в ответ на перемены в среде обитания вида. При отсутствии именно идеи случайной вариации, эволюционизм Дарвина по-прежнему уживался с представлениями о предустановленной гармонии природы. Отсюда становятся понятными слова Ч. Дарвина, относящиеся к ноябрю 1838 г «Я не знаю законов видового изменения». И далее: «Законы вариации рас, может быть, наиболее важны в понимании законов видового изменения» [34:164]. Создание теории естественного отбора растянулось у Дарвина на многие годы. И все же приведённые материалы свидетельствуют о том, что возникновение самой идеи естественного отбора происходило в некоем общем контакте или тесном взаимодействии социальной, биологической и сельскохозяйственной мысли.

В целом же путь к созданию теории естественного отбора был слишком сложным, чтобы его можно было бы свести к какому-либо одному фактору, например изучению практики животноводов, прочтению трудов Мальтуса и Смита или исследованиям по островной

биогеографии Галапагосских островов. Теория естественного отбора не была создана в один приём и в один день.

К концу 1830-х гг. взгляды Ч. Дарвина на изменчивость и адаптацию были ещё принципиально иными, чем они известны читателю по «Происхождению видов». Трудно поверить, чтобы учёный в один день изменил своё мировоззрение. Когда Дарвин читал Мальтуса и Смита, он не сразу отбросил свою веру в совершенную адаптацию и в Гармонию природы. Даже в 1840-е гг. он сохранил некий теологический контекст в теории.

И все же столь быстрое влияние Мальтуса и Смита, по-видимому, было продиктовано предшествующей научной деятельностью, характером чтения и размышлениями. Кроме того, в историческом контексте, нужно учитывать уровень теоретизирования Дарвина в период, связанный с чтением Мальтуса, о влиянии которого на Дарвина, энергично и однозначно настаивают многие биологи и историки науки.

Что же конкретно могло дать Дарвину чтение книги Мальтуса в конце сентября – начале октября 1838 г.? Представления об экспоненциальном росте численности популяций в идеальных условиях (при отсутствии лимитирующих факторов) могли породить количественные оценки интенсивности индивидуальной конкуренции. Не обладая даже идеей случайной вариации, Ч. Дарвин сумел соединить сам факт изменчивости с принципом конкуренции за ограниченные ресурсы. Как раз эта логическая связь послужила основанием для появления теории естественного отбора. Именно после чтения Мальтуса перед Дарвином открывалась принципиально новая творческая перспектива, связанная с зарождением популяционного подхода.

Но у Дарвина не было прямых данных о действии естественного отбора, поэтому аналогия между естественным и искусственным отбором в какой-то мере служила компенсацией. Концепция искусственного отбора, как и вся деятельность в области одомашнивания, были полигоном, на котором шла проверка следствий теории естественного отбора. Первое письменное утверждение Дарвина об аналогии между сорто- и пороодообразованием и эволюцией в дикой природе датируется 16 декабря 1838 г. Порядок изложения идей в цитате, скорее всего, отражает последовательность их формирования. «Самая замечательная часть в моей теории состоит в том, что одомашненные расы созданы точно так же, как и виды, но последние более совершенны и процесс создания шел гораздо медленнее» [34:167]. В «Происхождении видов» порядок изложения идей противоположный. Новая последовательность изложения идей, по мнению Ч. Дарвина, позволит лучше понять теорию.

Забегая несколько вперед, следует изложить суть теории естественного отбора, важные элементы которой сложились в упомянутый период, но окончательные формулировки появились лишь в середине 50-х годов. Можно с уверенностью сказать, что создание теории естественного отбора растянулось в творчестве Дарвина на десятилетия, и это станет совершенно ясным при сопоставлении ниже изложенных окончательных положений теории с её дальнейшим развитием.

Теория естественного отбора в обобщённом виде состоит из трёх логических выводов, основанных на пяти фактах, частично заимствованных из популяционной экологии и отчасти из явлений наследственности.

Вывод первый можно представить в виде логической цепочки.

1. Все виды имеют тенденцию к высокой потенциальной плодовитости и их популяции могли бы увеличиваться в геометрической прогрессии, если бы все особи, которые рождаются, успешно размножались.

2. За исключением небольших ежегодных флуктуаций и случайных больших флуктуаций, популяции обычно являются стабильными в своей численности.

3. Природные ресурсы лимитированы. В стабильной среде они остаются относительно постоянными.

4. Нет двух индивидов (особей), которые были бы полностью идентичными. Каждая популяция содержит большой запас разнообразной изменчивости.

5. Большинство из этих вариаций являются наследственными.

Второй вывод. Выживание в борьбе за существование не является случайным, но частично зависит от наследственной конституции выживших особей. Это неравное выживание составляет процесс естественного отбора.

Третий вывод. В каждом поколении этот процесс естественного отбора будет вести к непрерывному градуальному изменению популяций, т. е. к эволюции и к созданию новых видов.

Надо помнить, что в конце 30-х годов взгляды Дарвина на изменчивость и адаптацию были уже принципиально иными. С новой идеей естественного отбора предстояла ещё длительная работа прежде, чем она оформилась в законченную теорию, основные положения которой только, что были изложены. Но у нас есть путеводитель, по которому можно искать творческие линии Дарвина, приведшие его к совершенной и законченной теории естественного отбора.

Подведём некоторые итоги. Весну 1837 г следует считать кульминационным моментом в переходе Ч. Дарвина от идеи постоянства видов, т. е. креационизма к эволюционизму. Из теоретиче-

ского освоения научных результатов путешествия на «Бигле», Дарвин формировал нестандартные эволюционные доказательства. Нет надёжных данных о том, что его путь к идее эволюции был связан с изучением какой-либо одной или нескольких конкретных групп животных во время путешествия или позднее (вымершие неполнозубые Южной Америки или выюрки Галапагосских островов). Так, например, Дарвин не знал об адаптивной природе различий в размерах клюва у выюрок. Без таких знаний невозможно реконструировать направления адаптивной эволюции группы, показать эволюционную роль естественного отбора.

От принятия идеи эволюции до открытия эволюционной роли естественного отбора прошло 13–14 месяцев. Этот короткий период характеризуется необычайно высокой творческой активностью. Путь к идее естественного отбора не был прямолинейным, и не совпадая с порядком изложения этой концепции в «Происхождении видов» или в современных монографиях и учебниках. Прежде чем открыть естественный отбор, Дарвин как бы прошёл путь сторонника идеи о внезапном возникновении видов, а чуть позднее склонялся к мыслям близким к концепции эволюции Ламарка. На самом же деле смена концепций была ещё более сложной и каждая из них включала идеи, которые сейчас кажутся логически несовместимыми. К лету-осени 1838 г. Дарвин развил критику всех предшествующих идей и как будто остался без какой-либо руководящей идеи. Разочарование в ранних идеях в итоге завершилось пониманием важнейшей роли естественного отбора. Процесс понимания эволюционных явлений шёл постепенно с ускорением темпов.

Не следует забывать, что становление эволюционизма Дарвина происходило в период его тесных контактов с Оуэном и Гулдом, которые всю жизнь оставались сторонниками идеи постоянства видов. Дарвин опирался на доказательства, которые были хорошо известны его современникам. Оуэн, Гулд и другие сравнительные анатомы и систематики превосходили его как специалисты. Но Дарвин превосходил их в области теоретических обобщений. Для Дарвина было характерно уникальное сочетание энциклопедизма, оригинальности теоретического мышления и глубокого эмпиризма. Именно эти качества были необходимы ему для изложения идеи эволюции в виде естественнонаучной теории.

Несмотря на принципиальную смену концепций, в творчестве Дарвина можно проследить глубокую преемственность идей, отражающих влияние науки и культуры в целом. На различных этапах творчества он верил в совершенную адаптацию и в Гармонию природы. Природа мыслилась как гармонизированная система созданная Богом при помощи целесообразных законов. Эта вера в своё время была исключительно полезной и оказала широкое влияние на

натуралистов XIX в. Дело в том, что она направляла деятельность учёных на поиск законов природы, правда, сами законы природы мыслились как «рука Бога». Но в отличие от современников, Дарвин полагал, что эволюция – это факт и она выполняет функцию поддержания порядка и гармонии, возникших в результате Творения. Теологические представления сыграли ключевую роль в определении путей теоретизирования Дарвина в области эволюции. Именно в противовес теологии Дарвин формулировал эволюционный аргумент и в то же время оставался в рамках традиционных представлений, не делая никаких громких заявлений.

Более того, даже первая версия идеи естественного отбора возникла с целью объяснить механизм поддержания Гармонии природы. И здесь прослеживается преемственность научных представлений и влияние культурологического фактора. Историки науки часто отмечают, что теория естественного отбора была создана, чтобы объяснить адаптацию. Думается, что этот вопрос сложнее. И здесь нужно упомянуть, что для естественного теолога или политэкономиста важно было показать, что существующий социальный и политический порядок есть порядок, установленный Богом. За много лет до того, как Дарвин начал записи по эволюции, натуралисты установили, а теологи быстро восприняли идеи совершенной адаптации и целесообразной вариации в качестве «очевидной характеристики мира». Дарвин воспринял эти идеи, и они даже вошли в первый набросок теории естественного отбора.

Дарвин не был интеллектуально изолированным одиночкой, который сокрушает окружающий его духовный мир. Он поглощал самую разнообразную литературу и действовал как член научного сообщества и представитель британской культуры. Тем не менее, на протяжении всей жизни он сохранил оригинальность и самобытность мышления. Окружённый крупнейшими учёными с традиционными взглядами, он всё же оставался независимым.

Глава 2. Рукописи Ч. Дарвина 40-х годов. Трёхлимитная теория эволюции

В Записных книжках Дарвина, которые он вёл в течение 30-х гг эволюционные идеи изложены в виде отдельных заметок и размышлений. «В июне 1842 г я впервые решился доставить себе удовольствие и набросал карандашом на 35 страницах очень краткое резюме моей теории: в течение лета 1844 г я расширил это резюме до очерка на 230-ти страницах, который я тщательно переписал»[11:228]. Структура «Скетча 1842 г» и «Очерка 1844 г.» очень сходны и состоят из двух частей. Первая посвящена теории естественного отбора, а вторая – доктрине общности происхождения.

В 1909 г Фрэнсис Дарвин (сын Ч. Дарвина) впервые издал рукописи 1842 и 1844 гг., снабдив публикации обширным комментарием. В 1958 г эти труды были переизданы, включая и статью А. Уоллеса 1858 г в которой изложена теория естественного отбора, к которой автор пришёл совершенно независимо от Дарвина. К новому изданию была лишь добавлена вступительная статья Г де Бира, известного британского эмбриолога и историка творчества Дарвина. В комментарии Ф. Дарвина и во вступительной статье Г де Бира чётко проводится мысль, что между идеями, высказанными Дарвином в 40-е гг и концептуальной структурой «Происхождения видов» существует тесная преемственность. Авторы также отметили идейное сходство между рукописями Дарвина 40-х гг и статьёй А. Уоллеса 1858 г что позволило сделать вывод о приоритете Дарвина. Борьба за приоритет Дарвина, которую вели члены его семьи с некоторыми британскими эволюционистами привела к очень упрощённому взгляду на то, что «Происхождение видов» представляет собой просто расширенную версию «Очерка 1844 г.». Такой же характер комментария принят и в издании трудов Дарвина по эволюции на русском языке, вошедших в 3-й том академического собрания сочинений 1939 г

Бесспорно, Г де Бир – главный автор, стремившийся всячески доказать, что «Происхождение видов» – двойник «Очерка 1844 г.». Так, например, он утверждал, что уже в 30–40-е гг Дарвин развил идею об относительной адаптации, концепцию борьбы за существование и принцип дивергенции (de Beer, 1962). Точка зрения Г де Бира поддержана многими биологами и историками науки [23].

Безусловно, между «Происхождением видов» и рукописями Дарвина 40-х гг существует тесная идейная преемственность. В начальный период изучения творчества Дарвина важно было выявить связь и преемственность идей на протяжении многолетней работы по созданию теории эволюции. Несколько поколений биологов и историков науки выявили эту связь и превратили её в историко-научный факт «Очерк 1844 г» – важный этап на пути к созданию

«Происхождения видов», но эволюционная концепция Ч. Дарвина 1840-х гг. вовсе не тождественна той теории, которая известна читателю по «Происхождению видов». Труды Дарвина по эволюции 40-х гг. полностью переведены на русский язык и опубликованы в 3-м томе сочинений Дарвина в 1939 г.

Есть все основания полагать, что эволюционный процесс в целом мыслился Ч. Дарвином как пунктуалистский, т. е. периоды эволюции видов сменялись периодами их длительной стабильности: быстрое массовое видообразование происходило в короткий период в малых изолированных популяциях. При этом не исключалась роль сальтаций в эволюции. Версия 40-х гг. включала ряд кардинальных положений, которые позднее были существенно модифицированы или от которых Ч. Дарвин вообще отказался: 1) о существовании в природе малого запаса наследственных вариаций; 2) число мест в эконии природы строго ограничено, и, следовательно, видовое многообразие на Земле в каждый данный период имеет чёткие пределы; 3) размеры эволюции адаптаций строго лимитированы рамками совершенной адаптации.

Основные положения концепции Дарвина трудно рассматривать по отдельности, так как трудно отделить постулат от вытекающего из него следствия. И всё же целесообразно структурировать изложение материала.

2.1. Вариация и эволюция

В дикой природе, по Дарвину, существует малый запас вариаций, поэтому натуралисты о них редко упоминают. Этот традиционный взгляд на изменчивость Дарвин принял безоговорочно. В этой связи для Дарвина важен был материал по одомашневанию растений и животных. Если изменчивость растений и животных в условиях domestikации вызывается переменами в условиях существования, то и в дикой природе должны существовать определённые причины вариации. «Само по себе одомашнение является, по-видимому, изменением естественных условий существования вида... если это так, то в течение веков организмы в естественном состоянии должны *иногда* подвергаться аналогичным влияниям, так как геология ясно указывает, что многие места на протяжении времени испытывали чрезвычайно значительные колебания климатических и других влияний» [8:132].

В 50-е гг. Дарвин пришёл к выводу, что индивидуальные различия – главная предпосылка в действии естественного отбора. Эти различия затрагивают любую часть организации растений и животных, и для их возникновения не требуются большие перемены в ус-

ловиях существования. В 1844 г. взгляды Дарвина были совершенно иными. Индивидуальные различия вызываются небольшими средовыми изменениями. В результате скрещивания эти изменения сливаются и тем самым становятся не пригодными для адаптации. Дарвин также сомневался в наследственном характере большинства индивидуальных различий, а самое главное – они затрагивают лишь «величину, цвет и наружные менее важные части» [8]. Ясно, что индивидуальные различия не были той изменчивостью, которая составила основу теории Дарвина 40-х гг.

Чтобы понять природу взглядов Дарвина на вариации, и в особенности на индивидуальные различия, следует сказать о концепциях, доминировавших среди современников. Концепция типов и принцип корреляций Ж. Кювье пользовались широкой популярностью и были главными научными аргументами против трансформизма [15]. Из принципа корреляций Кювье сделал вывод о существовании фундаментальных запретов на возникновение множества разнообразных вариаций. Именно он свёл вариации к пределам или лимитам. Факт целостной гармонии организма указал, что существуют главные и второстепенные органы, вариации затрагивают лишь внешние органы. Кювье не отрицал сам факт, что в природе существует множество индивидуальных различий, но все они имеют весьма слабое функциональное значение, так как возникают и исчезают при небольших средовых флуктуациях. Идеи Кювье о пределах вариаций были поддержаны швейцарско-американским геологом и зоологом Л. Агассицом (Agassiz Louis, 1807–1873), Оуэном и другими известными натуралистами.

Основные усилия Дарвин направил на поиск вариаций, которые затрагивают «любую часть тела». Такие вариации, по Дарвину, возникают в результате действия геологических причин и миграции. «Предположим, что какой-нибудь организм вследствие случайности (которая едва ли повторяется раз в тысячу лет) попадает на новый вулканический остров, находящийся в процессе образования и ещё не вполне заселённый соответствующими организмами; новый организм может легко укрепиться, хотя внешние условия значительно разнятся с условиями его родины. Эта перемена, как мы можем ожидать, должна отразиться в некоторой значительной степени на его размерах, окраске, характере покрова и т. д., а вследствие необъяснимых влияний даже на некоторых частях и органах тела. Но мы можем даже ожидать (и это гораздо важнее), что она отразится и на воспроизводительной системе, как при domestikации, и строение потомства станет до некоторой степени пластичным. Поэтому почти каждая часть тела будет стремиться давать слабые и неопределённые отклонения от типичных форм [8:133]. Здесь важно выделить следующие моменты. Многие из возникших мелких наследственных

вариаций прямо наблюдаются в природе, так как они затрагивают внешние признаки. Эти вариации не могут стать основой глубоких эволюционных изменений. Кроме того, в результате скрещиваний многие из них пропадают и организмы возвращаются к первоначальной форме. Вариации, затрагивающие внутренние части организмов, никто из натуралистов не изучал, поэтому Дарвин назвал их «гипотетическими вариациями, вызванными переменной условий» [8].

Несмотря на гипотетичность последних вариаций, именно они, по Дарвину, составляют основной материал для действия естественного отбора. Ясно, что «гипотетические вариации «представляют собой очень узкий спектр, для действия естественного отбора. Отсюда ещё раз становится понятным утверждение: «Большинство органических существ в естественном состоянии варьирует чрезвычайно мало» [8:131].

Такой взгляд на природу эволюционно значимых вариаций был одной из причин, породивших своеобразную преривистую или, говоря языком современных эволюционистов, пунктуалистскую модель эволюции. В «Скетче 1842 г.» эволюционный процесс трактовался Дарвином как ответная реакция на геолого-климатические изменения [7:91]. В «Очерке 1844 г.» сохранён общий взгляд на природу эволюционного процесса, правда, с дополнениями и многими новыми доказательствами. Наследственные вариации возникают лишь при геологических изменениях или при расселении видов в новые регионы. Так появляются благоприятные обстоятельства для эволюции в силу того, что носители разных вариаций будут отличаться по степени приспособленности к меняющимся условиям среды.

Итак, «гипотетических вариаций» существует очень мало, так как для их возникновения требуется редкое стечение обстоятельств. Но такое объяснение не могло полностью удовлетворить Дарвина. Следуя своим предшественникам, он продолжал поиск более фундаментального закона, который регулировал бы пределы и частоту вариаций. Таким законом, возможно, станет закон совершенной адаптации.

2.2. Экономия природы, совершенная адаптация и естественный отбор

В 40-е гг Дарвин верил в совершенную адаптацию. Как и в 30-е гг он также весьма молчаливо принял основные положения концепции экономии природы Линнея–Лайеля: стадия вида в первую очередь определяется абиотическими факторами; число мест в экономии природы строго лимитировано и соответственно существуют строгие пределы многообразия жизни на Земле.

Каким же образом эволюционизм Дарвина уживался со старыми антиэволюционными идеями? При постоянстве внешних условий наследственные вариации не только не возникают, но в них нет никакой потребности, так как организмы в совершенстве приспособлены к среде. Слишком большая изменчивость может лишь «испортить» совершенное. Совершенное нельзя совершенствовать. При этих условиях нет вакантных мест в экономии природы, так как все места заняты совершенно адаптированными видами, между которыми поддерживается строгое равновесие. Если же среда обитания организмов будет постоянно изменяться, то нарушится адаптированность организмов и потребуются эволюционные изменения, чтобы её восстановить. Суть воззрений Дарвина хорошо выражена следующими словами, из которых вытекает, что создание новых стадий детерминировано геологическими и географическими изменениями: «Допустим, что внешние условия страны изменяются (образуя новые стадии) В таком случае первоначальные обитатели будут уже не столь с о в е р ш е н н о а д а п т и р о в а н н ы м и <разрядка автора> к изменившимся условиям, как прежде» [8:137]. Геологические изменения, как уже отмечалось, вызывают вспышку наследственных вариаций. Естественный отбор будет работать до тех пор, пока формы не станут настолько совершенно адаптированными к новым условиям, насколько это позволяет их наследственная основа. В нестабильной фазе происходит массовое видообразование. Поэтому между видами возникает суровая борьба, так как число мест в экономии природы ограничено. В борьбе выживут виды, в совершенстве адаптированные к новой среде. Межвидовая борьба как бы прямо не участвует в создании видов, она лишь устраняет виды, которые не обладают совершенными адаптациями, и тем самым поддерживает баланс и Гармонию природы.

Таким образом, Дарвин создал своеобразную пунктуалистскую модель видообразования, а его трактовка межвидовой борьбы напоминает современную идею видового отбора, сформулированную в рамках концепции прерывистого равновесия.

2.3. Географическая изоляция и видообразование

Исходное положение концепции Дарвина об органической эволюции как ответной реакции на геологические и географические изменения, естественно, необходимо было конкретизировать и воплотить в реальную гипотезу видообразования. Требовалось выявить самые глубокие или, по словам Дарвина, геолого-географические изменения первого порядка, которые выступали

«инициаторами» видообразования. Геологический опыт Ч. Дарвина помог выдвинуть вполне законченную гипотезу.

Геология даёт право на заключение, что наличие периодов опускания и поднятия материков выступают первичными причинами массового видообразования и вымирания видов [8:195–196]. Дарвин не был уверен в том, в какой фазе геологических изменений процессы видообразования происходят наиболее интенсивно.

Анализируя вид в пространстве и, сравнивая флоры и фауны континентов, Дарвин пришёл к заключению, что в фазе «архипелага» складываются наиболее благоприятные условия для процессов видообразования [8:196]. В других источниках Дарвин продолжил эту мысль, указав на важность географической изоляции. В 1844 г в письме к известному британскому ботанику Джозефу Хукеру (Hooker Joseph, 1817–1911) он писал: «В отношении первоначального создания или произведения новых форм я сказал, что изоляция, видимо, является главной причиной. Поэтому в отношении наземных существ я должен был бы ожидать, что та область суши, которая в течение последних геологических периодов чаще всего оседала и превращалась в острова и затем вновь воссоединялась, содержит наибольшее число форм» [9:35].

В другом отрывке из цитированного письма Дарвина к Хукеру чётко видно, что географическая изоляция – конкретный путь воздействия геолого-географических изменений на эволюцию. «Заключение, к которому я пришёл, состоит в том, что ареалы многочисленных видов часто разрываются, и изолированы от других ареалов... Я не могу остановиться подробнее на этом вопросе, но самое общее заключение, к которому я пришёл, состоит в том, что географическое распространение видов всех органических существ, мне кажется, указывает на то, что изоляция *<подчёркнуто нами – автор>* является главным спутником или причиной появления новых форм. Я хорошо понимаю, что здесь имеются исключения» [9:34–35].

Любопытно, что, приняв модель географического видообразования в качестве основного способа увеличения числа видов, Дарвин нигде не противопоставил географическую изоляцию естественному отбору. Географическая изоляция – предпосылка, благоприятствующая интенсивному действию естественного отбора. Однако медленные геологические и климатические изменения часто происходят без образования географически изолированных популяций. Будет ли в этих условиях совершаться эволюционный процесс? Уже в 1842 г Дарвин дал положительный ответ, но с оговоркой [7:98]. Виды, заселяющие большие и сплошные ареалы будут изменяться крайне медленно и вряд ли, эволюционные изменения достигнут видового уровня. Таким образом, и в данной части своей теории Дарвин принимал идею эволюционного стазиса или застоя,

окончательно сформулированного в рамках концепции прерывистого равновесия уже в 70-е годы XX столетия.

При обсуждении взаимодействия естественного отбора и географической изоляции в процессе видообразования с неизбежностью возник вопрос об эволюционном значении размера популяции. В малой изолированной популяции вероятность появления благоприятных вариаций ниже, чем в большой. Но в малых изолятах редкие вариации будут защищены от влияний скрещивания, которое может поглотить вариации. Небольшое число изолированных особей, у которых возникла полезная вариация, при миграции в необычные условия существования будут скрещиваться друг с другом (инбридинг). Вариация не будет утрачена, как это может иметь место в большой популяции. В чреде поколений увеличится число модифицированных особей, и географическая изоляция как бы будет защищать носителей полезных вариаций.

Дарвин предельно ясно выразил мысль о взаимодействии географической изоляции, размера популяции и естественного отбора в процессе видообразования. «Изменение внешних условий и изоляция, случайная ли вследствие того, что форма попала на остров, или вследствие опускания разделившего материк, или большая горная цепь, и небольшое число особей будут всегда благоприятствовать вариации и естественному отбору» [7:98].

2.4. Сальтационное видообразование и естественный отбор

Известные современные палеонтологи С. Гулд и Н. Олдридж, основоположники концепции прерывистого равновесия или пунктуализма, в статье, посвященной градуализму Дарвина, высказались однозначно. «После короткого раннего флирта с сальтациями в 1837 г Дарвин никогда не испытывал сомнений в своей поддержке градуализма (конечно, он писал о разных темпах эволюции)» [29:444]. Был ли Дарвин действительно ортодоксальным градуалистом? Следует однозначно ответить отрицательно [18].

В «Очерке 1844 года» в главах, посвящённых естественному отбору, и географическому распространению видов, Дарвин писал о «спортах» (sports) и рассуждал об их эволюционном значении. Уместно напомнить, что термины «спорты» и «скачки» Дарвин употреблял в двух значениях и порой трудно установить различия между ними: во-первых, в широко принятом смысле для обозначения резких и подчас уродливых уклонений от структуры; во-вторых, для обозначения вариантов, уникально модифицированных от нормальной структуры, т. е. для обозначения любой дискретной изменчивости.

Видообразование у растений может идти на основе резких сальтаций. «Некоторые преимущественно резко выраженные расы растений, которые можно сравнить со спортами садоводов, несомненно, существуют в природе [8:131]. И в этом вопросе Дарвин рассуждал по аналогии, которая позволила ему создать концептуальную структуру для понимания сальтационного видообразования. «Известно несколько случаев, когда родоначальниками некоторых наших домашних рас были такие спорты, и, вероятно, таковы же были родоначальниками многих других рас, особенно тех, которые в известном смысле можно назвать наследственными монстрами; например, там, где есть лишняя конечность или где все конечности укорочены (как у анконских овец), или где недостаёт части тела, как у бесхвостых собак или кошек» [8:118].

При какой же геологической и экологической обстановке естественный отбор может закрепить сальтационную вариацию? Ответ Дарвина таков: на только что возникшем вулканическом острове, где существует много свободных стаций. Лишь при полной географической изоляции небольшой группы животных, попавших на остров, где имеются свободные стации, в дикой природе может дублироваться эффект животновода, который вывел, например, анконскую породу овец на основе отбора резко уклонившихся экземпляров.

О роли сальтаций в эволюции Дарвин высказался самым определённым образом, когда анализировал происхождение сложных инстинктов, а также таких эволюционных новшеств, как глаз, сердце и мозг. Он предвидел, что прерывистость палеонтологической летописи – одно из самых больших затруднений теории естественного отбора. Обращает на себя внимание тот факт, что Дарвин допускал возможность эволюции сложных органов как «сразу», так и более постепенно, когда сальтация обрастает отбором мелких вариаций в том же направлении. Эти мысли Дарвина внешне как бы созвучны современным представлениям об отборе генов-модификаторов.

Что же побудило Дарвина так широко включить сальтационизм в теорию естественного отбора? Самую общую причину следует искать в «пунктуализме» концепции Дарвина. «Спорты» увеличивали запас изменчивости, укрепляли веру в географическое видообразование, помогали решить проблему происхождения эволюционных новшеств и частично избавиться от трудностей в объяснении прерывистости палеонтологической летописи. В итоге дискретная изменчивости в широком смысле слова была вовлечена в орбиту действия естественного отбора.

2.5. Природа и происхождение надвидовых таксонов

Многие биологи и историки науки придерживаются мнения, что уже ранние рассуждения Дарвина об экономии природы, географическому распространению видов и естественном отборе позволили сформулировать принцип дивергенции. На самом же деле в 40-е годы Дарвин ещё не сформулировал принцип дивергенции. Его взгляды на природу происхождения высших таксонов были близки, как бы сейчас сказали, к школе кладистов, согласно которой принцип генеалогии или идея происхождения от общего предка сама по себе создаёт классификацию форм. Принципы эволюционной систематики, действительно, сформулировал Дарвин, но значительно позднее, главным образом, своим трудом «Происхождение видов».

Дарвин сам себе создал «интеллектуальные ограничения», не позволившие развить принцип дивергенции. Это было связано с сохранением элементов традиционной концепции экономии природы и с канонизацией островной биогеографии. Более того, в рамках представлений об абиотических факторах, как ведущих агентах естественного отбора, скорее всего принцип дивергенции вообще не мог возникнуть в его «творческой лаборатории».

Ещё в 1837–1838 гг Дарвин писал, что естественная система должна быть генеалогической. В своей идее происхождения от общего предка, вполне очевидно, Дарвин видел объяснение, созданной Линнеем иерархической системы. Он, можно сказать, по-своему развил представления об эволюции как ветвящемся процессе. Возможно, он хотел идею эволюции живой природы совместить с концепцией Лайелля о ненаправленных геологических изменениях Земли. Однако представления о ветвлении филетических линий вовсе не тождественны принципу дивергенции. В 1844 г Дарвин поставил задачу расширить и углубить объяснение природы классификации организмов. Из положения, что организмы располагаются по принципу соподчинения групп, он сделал вывод, что роды и семейства происходят от одного предкового вида. Но каким образом приложить теорию естественного отбора к объяснению происхождения надвидовых таксонов? Если теория естественного отбора способна объяснить линнеевскую иерархию в качестве следствия эволюции, значит, она действительно носит универсальный характер. Лишь решив поставленную задачу, можно быть уверенным, что теория естественного отбора верна и прошла проверку в разных разделах естественной истории. Мысль Дарвина упорно работала именно в таком направлении. В этом можно убедиться, проанализировав главы VI–VIII «Очерка 1844 года» [8:167–215].

Дарвин вынужден был ослабить теорию географического видообразования. И это вполне понятно. Биогеографическую (пространственную) модель видообразования ему нужно было совместить с

решением проблем филетической эволюции, сделав при этом акцент на естественном отборе как главной причине эволюции.

Основателями крупных таксонов, по Дарвину, могут стать широко расселенные виды, способные освоить разнообразные местаобитания и станции, не полностью занятые другими видами. Например, у широко расселённого материкового растительного вида «отбором создаётся шесть разных рас или видов, каждый из которых наилучше приспособлен к своим новым привычкам и станциям. Его распространение доказывает, что он способен бороться с другими обитателями нескольких подобластей; и так как органические существа каждой большой области до некоторой степени связаны друг с другом, и даже физические условия в некоторых отношениях сходны, то мы можем ожидать, что за модификациями строения, которое дало нашему виду некоторое преимущество над конкурирующими видами в одной подобласти, последуют другие модификации в других подобластях» [8:202–203]. Из шести зарождающихся видов часть подвергнется вымиранию в борьбе за существование. Места в эконии природы станут свободными, и среди оставшихся двух-трёх видов наступят новые стадии видообразования, и соответственно они станут родоначальниками двух или трёх групп видов. Степень сродства групп зависит от того, насколько сходными были виды-основатели. Если они образовывали новые группы видов (род), то последние объединялись в семейства. Из этого следует, пишет Дарвин, что от одного вида могут происходить целые роды и семейства. Вымирание промежуточных видов создаёт очерченность надвидовых таксонов, между которыми образуются разрывы. «Как велико огромное количество вымерших форм по сравнению с современными!» [8:158].

Итак, в 1844 г Дарвин нашёл нить рассуждений, позволивших приложить теорию естественного отбора к объяснению видообразовательных процессов и надвидовой эволюции. При этом он не выдвинул каких-либо новых принципов. Но в цитированном отрывке Дарвин много пишет о борьбе и конкуренции. Не произошло ли ослабление географической модели видообразования в силу того, что он по-новому оценил роль биотических отношений в эволюции. Думается, что нет. На первом месте у него стоит представление о не полностью занятой станции как необходимом условии успешного видообразования, а уже зародившийся вид включается в межвидовую борьбу, которая окончательно и решает его судьбу. Межвидовая борьба в таком контексте не является фактором естественного отбора, который формирует зарождающийся вид. Возможно, Дарвин и допускал подобную мысль, но он не видел связи между межвидовой борьбой и естественным отбором. Иначе говоря, популяционный подход, столь мастерски применённый им при изучении внутривидовых процессов и островной модели видообразования, ещё не был

экстраполирован на область межвидовых отношений, которые сложились на больших материках. На экологической сцене эволюционная игра разыгрывается не между популяциями, а между видами как действующими лицами. Конечно, когда Дарвин «переправился мыслю с острова на материк», решая проблемы происхождения надвидовых таксонов, он, естественно, больше стал обращать внимания на сложность и многообразие отношений между видами. Именно эта исследовательская линия в будущем принесёт ему большие творческие плоды.

Островная биогеография позволила Дарвину создать вполне законченную модель видообразования без конфликта с классической концепцией эконоии природы. Однако старые экологические воззрения и «островное» мышление служили тормозом для прямого приложения теории естественного отбора к объяснению механизмов происхождения надвидовых таксонов. У Дарвина, как и у его предшественников, можно встретить рассуждения о таксономической дивергенции, проявляющейся в многообразии жизни. Однако таксономическая дивергенция рассматривалась Дарвином как побочный результат видообразовательных процессов. Следовательно, теория естественного отбора не имела прямого выхода на объяснение явлений дивергенции. Поэтому вряд ли можно утверждать, что Дарвин уже в 40-е годы выдвинул принцип дивергенции. То, что Дарвин ещё не сформулировал принцип дивергенции, видно и из того, что связь между теорией естественного отбора и теорией макроэволюции осуществлялась через «промежуточное звено», а именно через анализ особенностей процессов видообразования у видов – основателей крупных таксонов. Об отсутствии в научном багаже Дарвина принципа дивергенции однозначно свидетельствуют и взгляды Дарвина на проблему классификации организмов.

Проблема классификации организмов решалась Дарвином целиком на основе идей общности происхождения и вымирания видов. «В конечном итоге мы видим, следовательно, что все основные факты родства и классификации органических существ можно объяснить теорией естественной системы, которая является просто генеалогической» [8:205]. Выражение «естественная система», по Дарвину, тождественно выражению «генеалогическая система». Разработка концепции генеалогической системы позволила Дарвину начать коренным образом менять содержание базовых понятий натуралистов. Термины «родство», «отношения», «сёмейства», «адаптивные признаки» и т. п., которыми натуралисты не могут не пользоваться хотя бы в переносном смысле, перестают быть метафорами и приобретают своё подлинное значение [см. 8:205]. Итак, в 1844 г Дарвин создал филогенетическую систему, которую по современной терминологии можно назвать кладизмом.

2.6. Теология и теория эволюции

В 30-е годы в записных книжках Дарвин рассматривал законы природы как предписанные Творцом и поэтому в природе господствует Гармония. В 40-е гг гармония и баланс природы трактовались Дарвином как результат эволюционного процесса. Но удивительно, что в 50-е гг в период работы над рукописью «Естественный отбор» он написал: «Естественный отбор является одним из законов, предписанных Богом, чтобы управлять Универсумом» [36:224].

Д. Осповат, утверждал, что эволюционизм Дарвина 40-х гг всецело развивался в рамках старых идей естественной теологии. По мнению авторитетного историка науки, об этом говорит сам факт принятия Дарвином идеи совершенной адаптации [39:84–86].

Думается, что между концепциями теологов и дарвиновой концепцией совершенной адаптации имеются принципиальные различия. Совершенство организмов лимитировано общими законами (например, законами наследственности). Дарвин действительно одобрил ряд идей из старой концепции экономии природы и пользовался языком, характерным для естественной теологии. Но в отличие от Пейли и Лайеля, Дарвин писал о естественном происхождении адаптаций. Основное решение вопроса Дарвин видел в том, что естественные средства отбора действуют в течение больших периодов и тем самым способны создать совершенные адаптации к условиям существования. Однако что-то Дарвина не полностью устраивало в таком объяснении. Он привлёк вспомогательную гипотезу в виде Существа, отбирающего значительно тоньше, чем человек [8:133–134]. Вездесущее и всевидящее Существо способно заглянуть во внутренние части организмов и произвести отбор функционально значимых внутренних изменений. Именно эта линия рассуждений Дарвина прямо свидетельствует о том, что он ещё не порвал окончательно со старыми теологическими идеями. Более того, сохранение теологического элемента в научной теории, наглядно свидетельствовало об ограниченности трехлимитной модели эволюции. С самыми трудными проблемами Дарвин столкнулся при обсуждении проблемы изменчивости в природном состоянии. «Нехватка» генетических знаний – главная причина введения Творца в структуру научной теории.

Итак, в 1842 и 1844 гг Дарвин как бы в два приёма впервые изложил свою концепцию эволюции в систематическом виде. Напомним, что в Первой записной книжке Дарвин предположил, что внешние перемены разрушают адаптацию организмов, если они не сопровождаются соответствующими эволюционными изменениями. Баланс сохраняется потому, что внешние перемены воздействуют на репродуктивные системы организмов, в результате чего появля-

ется потомство, которое адаптировано к новым условиям. Новое объяснение возникло после открытия естественного отбора. Сам по себе процесс воспроизведения не создаёт новые адаптации. Просто возникают различные вариации, на которые и действует естественный отбор. Во взглядах Дарвина на воспроизведение и адаптацию существует и преемственность идей. Он продолжал полагать, что потомство, отличающееся от родителей, создается лишь при внешних переменах. Такую преемственность идей, скорее всего, можно объяснить тем, что концепция совершенной адаптации вошла в теорию естественного отбора, выполняя функцию регулятора при возникновении вариаций.

При помощи нескольких линий доказательств Дарвин пришёл к выводу, что совершенная адаптация – обычное явление природы. Вместе с тем существуют принципиальные различия между телеологической идеей совершенной адаптации и идеей Дарвина, которую лучше назвать лимитной адаптацией. Основной причиной возникновения адаптации является естественный отбор. Но и вариации, на которые действует естественный отбор, также лимитированы в природе. Они возникают лишь тогда, когда организмы теряют своё совершенство. Это происходит при геологических переменах или миграциях. Таким образом, возникновение вариаций как бы находится под контролем совершенной адаптации. В этом отношении «лимитная» основа теории Дарвина сближает её с естественно-телеологическими построениями. Но идея о том, что гармония природы поддерживается при помощи саморегуляции; была принципиально новой и вполне ясно звучит в «Очерке 1844 г.». Разумеется, такая идея не могла появиться без теории естественного отбора.

Дарвин воспринял и далее разработал модель географического видообразования и считал этот способ видообразования основным у видов, обитающих на островах и на материке. Именно в малых изолированных популяциях существует наиболее подходящая обстановка для сохранения благоприятных изменений. В таких популяциях скорости видообразования должны быть очень высокими. Перед Дарвином одинаково остро стояла проблема не только образования видов, но и их сохранения. Рассуждения о чередовании фаз видообразования и стабильных периодов привели Дарвина к мысли, что межвидовая конкуренция прямо не участвует в возникновении видов, она участвует лишь в сохранении новых рас и видов. Межвидовая борьба как бы ведёт к отбору видов, в совершенстве приспособленных к данной среде.

Однако в рассуждениях Дарвина можно встретить сомнения в том, что географическая модель видообразования является универсальной. Обсуждая происхождение надвидовых таксонов, Дарвин попытался выявить свойства видов, которые являются основопо-

ложниками новых таксонов. При решении поставленной задачи, Дарвин ослабил модель эволюции на основе географической изоляции и предложил, как бы сейчас сказали, парапатрическую модель образования видов. От широко расселённых материковых видов часто отпочковывается много дочерних рас и видов, приспособленных к разным местообитаниям. Именно широко расселённые виды и являются родоначальниками крупных таксонов. Материковые виды выдержали интенсивную межвидовую борьбу и являются истинными победителями в борьбе за жизнь.

Многообразие жизни на материках велико, потому что крупные таксоны происходят, как правило, от материковых видов. Все сохранившиеся виды в совершенстве приспособлены к среде. Таксономическую дивергенцию, проявляющуюся в многообразии жизни, можно объяснить вымиранием промежуточных видов. Таксономическая дивергенция рассматривалась Дарвином как побочный результат видообразовательных процессов. Следовательно, теория естественного отбора не имела прямого выхода на объяснение явлений дивергенции. Связь между теорией естественного отбора и теорией макроэволюции осуществлялась через «промежуточное звено», а именно через анализ особенностей процессов видообразования у видов – основателей крупных таксонов.

Глава 3. Зрелая теория

3.1. Между двумя теориями. *Cirripedia*

Трудным остаётся вопрос, или даже очень крупная проблема, почему произошла незапланированная «задержка» в работе Дарвина над теорией эволюции в период с 1846 по 1854 гг? Хорошо известно, что в это время он работал над систематикой подкласса усоногих раков. Но столь длительная работа не входила в творческие планы Дарвина. В ноябре 1845 г в письме к Хукеру Дарвин ясно изложил свои творческие планы, согласно которым планировалось летом 1846 г закончить труд «Геология Южной Америки», затем несколько месяцев посвятить морской зоологии беспозвоночных, и, наконец, завершить труд по теории эволюции. Но этого не произошло. Разумеется, многолетняя работа по систематике оказала сильное влияние на будущую «зрелую» теорию эволюции Дарвина. Целесообразно отметить некоторые проблемы, которые обсуждались в 4-х томном труде по систематике усоногих раков, оказавших громадное влияние на идейную основу его теории эволюции.

Специалисты однозначно оценивают многотомный труд Дарвина по систематике усоногих раков как стандарт работы в области таксономии в целом и как источник многих новых принципиальных идей, которые были использованы им при написании «Происхождения видов». Самой трудной проблемой, стоявшей перед Дарвином в 40-е годы была проблема, связанная с незнанием степени варьирования организмов в природе. В отличие от традиционных систематиков, Дарвин сконцентрировал внимание на кропотливейшей работе по изучению изменчивости в изучаемой группе беспозвоночных животных. В 1854 г в монографии о сидячих раках Дарвин высказался вполне определённо: «Не только каждый внешний признак значительно варьирует у большинства видов, но и внутренние органы, часто варьируют в удивительной степени и добавляют трудности. Безнадежно искать какой-либо вид, который имел бы широкую область распространения, и многочисленные образцы которого демонстрировали бы абсолютную неизменность в форме или структуре» [30:155].

Анализ полиморфных и широко распространённых родов *Balanus* и *Chthamalus* убедил Дарвина в том, что в природе существует много изменчивости и разновидности являются зарождающимися видами. Так, например, он писал, что у вида «*Ch. stellatus* варьирует много признаков. Образцы, собранные в разных частях мира, отличаются по внешним признакам; то же самое относится к створкам крышечки, частям ротового отверстия и к частям усиков». Именно из собственных таксономических исследований Дарвин добыл убедительный материал по изменчивости, который послужил

основой для поиска литературных источников по изменчивости в широком смысле слова.

До исследований Дарвина по Cirripedia твёрдо бытовало мнение, что у этой группы гермафродитизм является диагностическим признаком. Дарвин открыл маленьких самцов прикрепленных к гермафродитным особям. Путём сравнения карликовых самцов с эмбрионами самок Дарвин открыл явление неотении, т. е. сохранения во взрослом состоянии ювенильных или даже эмбриональных признаков. В дальнейшем явление неотении стало широко обсуждаться в литературе по эмбриологии и теории эволюции в связи с возможностью эволюции крупных таксонов путём сохранения признаков ранних стадий индивидуального развития во взрослом состоянии. Эта важнейшая тема современной теории эволюции будет подробно рассмотрена в теоретической части курса, в связи с труднейшими проблемами макроэволюции.

Дарвин предложил принципиально новую интерпретацию гомологии, основанную на филогенетическом родстве, а не на двусмысленных гонятиях типа «структурное существенное сходство», вытекающее из теории родства на основе единства типа Кювье. Филогенетическая интерпретация гомологии Дарвина фактически устранила старую и широко бытовавшую концепцию идеальных архетипов Оуэна, которая являлась теоретической основой всей британской морфологии.

Дарвин широко поставил вопрос о возмещении признаков при биологической классификации и указал на важность не только эмбриональных признаков в систематике, но и в эволюции. Эмбриональные структуры наиболее консервативны, поэтому эволюционные изменения в этих структурах будут приводить к появлению крупных эволюционных новшеств типа глаз, сердце, мозг. Но морфогенез – целостный процесс, поэтому вероятность изменения на ранних стадиях развития ниже, чем на любой последующей.

Закончив работу по систематике усоногих раков, Дарвин буквально сразу же приступил к планомерному многотомному исследованию по теории эволюции. 9 сентября 1854 г. он начал сортировать заметки о виде и 14 мая 1856 г. начал писать книгу об изменчивости видов.

3.2. «Большая книга» Ч. Дарвина

Ещё до недавнего времени господствовало мнение о том, что «Происхождение видов» представляет собой простое расширение «Очерка» Дарвина 1844 года. Но исследователи почему-то с завидным постоянством проходили мимо слов самого Дарвина. «Издаваемое теперь краткое изложение по необходимости несовершенно.

Я не могу приводить здесь ссылок или указывать на авторитеты в подкрепление того или другого положения» [12:21]. Неизбежно встаёт вопрос из какого источника следовало извлечение? Не могла же книга извлекаться из очерка? Но вслед за упомянутым отрывком Ч. Дарвина, следуют совсем непонятные слова о каком-то труде, который он не завершил, но именно из незавершённого труда последовало краткое изложение в виде «Происхождения видов» «В начале 1856 г Лайелль посоветовал мне изложить мои взгляды с достаточной подробностью, и я сразу же приступил к этому в масштабе, в три или четыре раза превышающем объём, в который впоследствии вылилось моё «Происхождение...», придерживаясь этого масштаба, я проделал около половины работы...» [11:228].

Во введении к первому изданию «Происхождения видов» Дарвин весьма точно изложил причины, побудившие его прервать работу над большой книгой и опубликовать более краткий вариант исследования. «Труд мой близок к завершению, но так как мне потребуется два или три, или даже больше лет для его полного завершения, а здоровье моё далеко не сильное, то я решился опубликовать это извлечение. Особенно побуждает меня это сделать то, что м-р Уоллес, изучающий естественную историю Малайского архипелага, пришёл к выводам, в основном совершенно сходным с теми, к которым пришёл и я по вопросу о происхождении видов... Издаваемое сейчас извлечение по необходимости не совершенно... Я не могу приводить здесь ссылок или указывать на авторитеты в подкрепление того или другого положения» [12:22]. Таким образом, наука не досчиталась важнейшей и полноценной книги по теории эволюции, благодаря «вине» Альфреда Уоллеса (Wallace Alfred, 1823–1913), который пришёл к взглядам, сходным со взглядами Дарвина. Дарвин работал в такой спешке, что даже не составил библиографию к «Происхождению видов» и заставил читателей думать о жанре и особенностях своего основного труда.

Тайна «большой книги» Дарвина целиком открылась лишь в 1975 г когда была опубликована незаконченная рукопись Дарвина, предварительно названная «Естественный отбор» или «Естественный отбор видов» (Darwin, 1975). Объём рукописи 225 000 слов, а в первом издании «Происхождения видов» содержится 155 000 слов. Рукопись снабжена обширной библиографией, включающей более 750 названий. Она состоит из 11 глав. Лишь четыре новые главы появились в «Происхождении видов» (о неполноте геологической летописи, о геологической смене органических существ, взаимное родство органических существ, повторение и заключение). Важно и то, что к «Естественному отбору» приложены варианты отдельных разделов, а также выписки и комментарии к источникам. «Естественный отбор» стал великолепным подарком для биологов, истори-

ков и методологов науки. Они получили редчайшую возможность более подробно проанализировать «творческую кухню» великого мыслителя и изучить пути формирования гигантского синтеза знаний из разнообразных и порой альтернативных источников.

Вместе с тем даже публикация «Естественного отбора» не даёт полного представления об объёме предполагаемой «большой книги». Дело в том, что в архиве Дарвина хранится шесть больших конвертов с выписками по географическому распространению видов, палеонтологии, абортивным органам, эмбриологии и классификации. Можно предположить, что если бы письмо Уоллеса не остановило работу Дарвина, и соответствующие главы были бы написаны, то объём рукописи возрос бы, по меньшей мере, в два или даже три раза. Планировался многотомник, а получилось лишь поспешное извлечение даже без библиографии. Грандиозный замысел Дарвина по написанию большой книги о виде никогда не был реализован. Тем ценнее становятся обильные заметки, выписки и переписка Дарвина, которые частично опубликованы, а частично хранятся в библиотеке Кембриджского университета. Особо следует сказать о переписке и встречах Дарвина, после поселения в Даун-Кенте в 1942 г. Правда состоит в том, что Дарвин жил в географической изоляции от Лондона, Кембриджа и Оксфорда, но он никогда не жил в условиях интеллектуальной изоляции. Например, в письмах к ботанику Хукеру Дарвин обсуждал вопросы географического распространения видов, классификации, эмбриологии, значение понятий «низшее» и «высшее» в ботанике и в зоологии. Американский ботаник Эйса Грей (Gray Asa, 1810–1888) постоянно снабжал Дарвина новыми ботаническими данными, которые широко использовались при решении проблем изменчивости видов и дивергенции таксонов. Более того, в письме к Грею от 5 сентября 1857 г., Дарвин чётко изложил и теорию естественного отбора и принцип дивергенции. Это свидетельство огромного доверия к американскому ботанику, так как официально ещё не было никаких публикаций Дарвина на темы эволюции. По-видимому, Дарвин обязан многим учёным и специалистам в области растениеводства, разведения животных, которые профессионально информировали его по данной тематике. Лишь учтя изложенное, можно далее обсуждать творческую эволюцию Дарвина. Но именно в незаконченном труде впервые появилось широкое обоснование принципа дивергенции и даже знаменитая диаграмма, только почему-то в перевернутом виде и поэтому могло возникнуть впечатление, что Дарвин мыслил эволюцию как регрессивный процесс. В «Происхождении» Дарвин поменял все вектора эволюционной дивергенции, и смысл концепции изменился

3.3. Эволюция взглядов на вариабельность

В 1844 г Дарвин утверждал, что вариабельность, выраженная в индивидуальных различиях, затрагивает лишь внешние признаки и поэтому не имеет большого эволюционного значения. Вариабельность внутренних органов, составляющая материал для эволюции возникает при особом стечении геолого-географических изменений и, главное её всегда мало. Следует повторить, что взгляды Дарвина и его современников на изменчивость служили главной причиной для введения Творца в структуру научной теории, так как вариаций мало, и они недоступны наблюдателю, то лишь Всевидящее Существо может их заметить и отобрать. Эта линия рассуждений великого британского натуралиста однозначно свидетельствует о том, что в 40-е годы он ещё не окончательно порвал с естественной теологией, которая доминировала в интеллектуальных кругах Британии и континентальной Европы. В «Естественном отборе» и, особенно, в первой редакции «Происхождения видов» изложены принципиально новые воззрения Дарвина на вариабельность и её эволюционную роль. фактов вариабельности организмов в природе много, и она затрагивает любые части и возникают даже при стабильных условиях существования. Новая позиция Дарвина прямо связана с оценкой индивидуальных различий и их роли в эволюции. Индивидуальных различий (*individual differences*) всегда много, они затрагивают любой орган и носят преимущественно наследственный характер.

Но такой радикализм во взглядах на вариабельность или изменчивость требовал веских доказательств, так как во времена Дарвина под индивидуальными различиями понимались массовые изменения малого масштаба, как правило, носящие ненаследственный характер. Широко распространена версия, что доказательства в пользу эволюционной роли индивидуальных различий и случайных вариаций, Дарвин собрал из необъятной массы материалов по domestикации животных и по разведению растений в условиях культуры, т. е. он проявил себя как хороший коллекционер многочисленных и разнообразных фактов.

Даже сейчас ещё трудно выявить главные причины, повлиявшие на формирование «новой генетики» Дарвина, основной принцип которой гласит, на современном языке, что в природе у свободно размножающихся организмов нет двух генотипов, которые были бы идентичны. В этом и заключается генетико-популяционное мышление. Из пары простых слов, следуют далеко идущие выводы. Главный из них состоит в том, что любая природная популяция всегда «тащит» большой запас разнообразной вариабельности. Но надо помнить, что радикальные взгляды на изменчивость, все же формулировались в рамках теории слитной наследственности и это

в будущем вызовет сильную и справедливую критику его теории. Но очень важно помнить, и то, что Дарвин всё же имел в своём запасе аргумент, чтобы «защитить» теорию естественного отбора, даже в условиях отсутствия дискретной теории наследственности. Этот ключевой момент в теории Дарвина, далее будет повторён, при обсуждении вопроса о критике теории Дарвина. К сожалению, именно на совершенно оригинальный ход мысли Дарвина о роли индивидуальных различий в эволюции мало обращалось внимания. Этот аргумент убедил самого Дарвина в правильности теории естественного отбора и открывал его теории перспективу на выживание даже при его же ошибочных генетических постулатах (например, гипотеза пангенезиса, которая появилась уже в 1868 г.). Но вернёмся к последовательности в изложении материала.

Конечно, важна была обработка большого литературного материала. Но целенаправленный поиск материала предполагает наличие рабочей гипотезы. Такая гипотеза, подкреплённая фактами родилась в процессе работы Дарвина над систематикой современных или вымерших видов и именно в этой области исследования, скорее всего зародилась «новая генетика» Дарвина.

Теперь ясны источники, из которых были взяты слова Дарвина о большом запасе вариаций и индивидуальных различий в природе, составляющем неограниченный материал для действия естественного отбора. В главный эволюционный труд Дарвина, огромная предшествующая работа вошла в таком виде: «Не следует забывать, что систематики не испытывают удовольствия встречаясь с вариабельностью в существенных признаках, и что найдётся немного людей, которые стали бы тщательно изучать внутренние и существенные органы и сравнивать их у многих особей одного и того же вида» [12:52]. Правда, не следует забывать, что по старой британской традиции Дарвин в середине 50-х годов увлекся практикой разведения голубей, и эти материалы широко представлены в I главе «Происхождения...». Голуби хорошо демонстрировали роль индивидуальных различий в процессе селекции и нарастании индивидуальных различий между особями в процессе индивидуального развития. Безусловно, «новая генетика» Дарвина формировалась в результате действия многих причин, но на первое место следует поставить его собственные оригинальные исследования по таксономии. Именно при помощи собственного материала по систематике Дарвин устранял старые воззрения на существование чрезвычайно узких пределов вариабельности, которые диминировали в науке тех дней.

Вариабельности много и естественный отбор может непрерывно её кумулировать даже без всяких геолого-географических перемен. «Новая генетика» составила важнейшую предпосылку для

трактовки эволюции без необходимых геологических катастроф и вообще без геологических изменений, как далее будет показано.

Но в «Происхождении видов» материалы по индивидуальным различиям и случайной вариации представлены весьма скупо. Дарвин явно спешил, о чём свидетельствует незаконченная рукопись «Естественный отбор». В рукописи глава «Вариабельность в природном состоянии» фигурирует под номером 4. Она была написана меньше чем за полтора месяца, с середины декабря 1856 по конец января 1857 года. Объём главы около 80 страниц, а поскольку форматы книг не совпадают, то по количеству знаков разница выглядит ещё внушительней. Глава содержит библиографические ссылки, материалы – заготовки, выписки из важнейших источников, которыми пользовался Дарвин. Вторая глава «Происхождения видов» извлекалась из четвёртой главы «Естественного отбора». Можно даже ставить вопрос о качестве извлечения. Не упустил ли Дарвин существенные моменты?

3.4. Динамичная экология. Популяционная концепция борьбы за существование и относительная адаптированность видов: синэкологический селекционизм

В середине 50-х годов вера Дарвина во всемогущество абиотических факторов в качестве причин эволюции резко ослабла. Прямое и однозначное письменное утверждение Дарвина по этому вопросу датируется 5 августа 1856 г. В письме к Хукеру он писал: «Из Ваших замечаний я вижу, что Вы не понимаете моих мыслей (стоят ли они чего-нибудь или нет), модификации <эволюции – прим. автора>; я приписываю очень немного прямому действию климата и пр.» [9:73]. 25 сентября 1859 г. Дарвин писал Лайеллю о том, что Хукер, который читал его географические главы, вполне согласен с взглядом на большую важность органических отношений. Исключительный историко – научный интерес представляет небольшая рукопись Дарвина, которую можно назвать «Теория географического распространения видов». Рукопись была написана в ноябре 1854 г. а опубликована в качестве приложения к «Естественному отбору». Из заметки видно, что формирование взглядов Дарвина на важность биотических отношений (или синэкологических взаимодействий) в географическом распространении видов и в эволюции находилось в тесной связи с его отказом от идеи абсолютной адаптированности видов к среде. Дарвин анализировал гипотетические последствия ситуации, которая сложилась бы в случае контакта флор и фаун Южной Америки и Австралии [36:582].

В результате биогеографических изысканий Дарвин лишь усомнился в абсолютном совершенстве адаптаций, служившей оплотом креационизма и естественной теологии, в которых доминировали идеи о постоянной интервенции Бога в земные дела. «Сомнение» могло породить цепь других вопросов. Существуют ли пределы совершенствования, как утверждает естественная теология (адаптация всегда совершенна) и каким образом происходит сам процесс совершенствования? Способна ли сама Природа без внешней интервенции решать столь непреодолимые задачи?

Думается, что поиски Дарвина в период 1856–1858-х гг. могут ответить на многие трудные вопросы. Главное Дарвину необходимо было срочно «похоронить» старые взгляды на экономию природы (статичную экологию) с приматом абиотических и климатических факторов в качестве инициаторов эволюционного процесса. Кроме того, надо было придумать что делать со столь многообразной вариабельностью, куда её пристроить? Логика и структура концепции Дарвина, хотя возможно, несколько схематично, но хорошо видны в III и IV главах «Происхождения видов». Когда Дарвин пришёл к мысли о том, что возникновение вариаций и индивидуальных различий не зависит от перемен в абиотических факторах, то следующим исследовательским шагом он разорвал причинно-следственную связь между геолого-географическими изменениями и действием естественного отбора.

В центр своей концепции борьбы за существование он поставил индивид и популяцию, а не вид, как это делали представители естественной теологии. Индивидуалистическая (в противовес типологической) трактовка борьбы за существование, акцентирующая внимание на биотических отношениях в качестве факторов естественного отбора, привела Дарвина к выводу, что «естественный отбор может действовать в любое время жизни» [36:216]. Хорошо видно, как новая трактовка борьбы за существование дала ключ к объяснению природы адаптаций и при этом чётко видна антитеологическая направленность новой идеи. «Каждое существо в любой стране, несомненно, адаптировано к условиям существования настолько совершенно, насколько это позволяет ему бороться с конкурентами» [36:219]. Далее Дарвин продолжил эту нить рассуждений: «Не существует страны, в которой все поселенцы были бы совершенно адаптированы к ее условиям существования» [36].

И здесь-то и понадобился Дарвину «генетический аргумент». Отбор не затухает в природе и потому, что вариабельности всегда много и из неё черпается материал для эволюции. Биотические отношения носят динамичный характер и поэтому всегда нужен большой запас вариабельности для адаптации. По причине постоянной перестройки биотических отношений адаптация никогда не носит

абсолютный характер. Индивиды подвергаются постоянному прессу конкуренции, и их выживание и размножение целиком зависит от наличия вариаций, а их всегда много. Джулиан Хаксли (Huxley Julian, 1887–1975) во многих научных трудах и в публикациях социального плана назвал теорию Дарвина самой либеральной теорией в науке, так как в центре ее внимания стоит индивид и вариация [5]. Дарвин создал настоящую синэкологическую теорию естественного отбора, так как главными факторами его действия являются сами биотические отношения.

Важнейшие идеи Дарвина из области динамичной экологии были «плохо» извлечены из «Естественного отбора». А. М. Гиляров [6] обратил внимание на следующий отрывок, демонстрирующий не только идею экологической ниши, но даже представления об упаковке ниш, которую развивал известный эколог и географ Роберт МакАртур (McArthur Robert, 1930–1972) в 60-е гг. Он настолько интересен, что есть полный смысл привести его целиком, так как до публикации Гилярова материал ещё не был в научном обороте. «Природу можно сравнивать с поверхностью, установленной десятками тысяч острых клиньев – многие клинья одинаковой формы, а многие – разной, соответствующей разным видам. Все эти клинья упакованы очень тесно, и все они забиваются вглубь непрерывными ударами. Порой удары становятся особо сильными, и тогда клинья то одной, то другой формы ломаются, а иногда один клин, проникнув глубже, вышибает другой. Волны от ударов быстро распространяются по всем направлениям. Можно представить себе, что под поверхностью клиньев располагается твердый слой, уровень которого колеблется. Этот уровень соответствует минимальному количеству пищи, необходимому для поддержания существования каждого индивида. Пройти через него не может даже самый острый из клиньев» [36:175].

Отрывок крайне радикален. Он включает идеи индивидуальной конкуренции за пищу, конкурентное исключение и другие характеристики роли индивида в эволюции. Дарвин проявил явную осторожность. Эта осторожность проявилась и в том, что он продолжал пользоваться старыми линнеевскими понятиями «экономия природы» и «политика природы». Но содержание было уже совсем другим, чем в рукописях 40-х годов. Он стал на путь создания эволюционно-динамичной концепции живой природы. В 1857 г. Дарвин чётко сформулировал мысль, что число мест в экономии природы практически не имеет границ, так как обуславливается динамичными биотическими отношениями. Следовательно, не существует пределов, регламентирующих многообразие жизни на Земле. Наконец, был дан чёткий ответ, на казалось бы, неразрешимый вопрос: откуда берутся свободные места в экономии природы,

если исключить роль Творца? Эволюционный процесс сам по себе, без всякой интервенции создает вакансии в природе, так как биотические отношения постоянно перестраиваются. Даже в стабильных сообществах адаптация никогда не бывает совершенной, так как совершается процесс экологической специализации (по словам Дарвина происходит разделение труда) и тем самым возникают новые места в эконии природы и возникают новые эволюционные ситуации. В «зрелых» рукописях и трудах Дарвина само понятие «места» наполнилось настолько новым содержанием, что практически стало тождественным современному понятию экологической ниши.

Именно при таком способе теоретизирования Дарвин разрушил старые статичные и телеологические концепции эконии и баланса природы. Более того, «новая генетика» и динамичная экология, буквально уничтожили «трёхлимитную» модель эволюции, которая была создана Дарвином в 40-е гг. Эволюционный процесс запускается и протекает без всякой внешней интервенции. Последний тезис чётко доказывается словами Дарвина, изложенными в письме к Лайелю от 20 октября 1859 г.: «Я много размышлял над тем, что Вы говорите относительно необходимости постоянного вмешательства творческой силы. Я не усматриваю этой необходимости; а допущение её, я думаю, сделало бы теорию естественного отбора бесполезной». И всё же появление новой генетики и динамичной экологии в теории Дарвина ещё не означали полную завершённость теории. Эти воззрения должны были быть состыкованы с его взглядами на систематику и в этом контексте на происхождение таксонов или систематических единиц выше вида.

Действительно синэкологическая трактовка естественного отбора породила концепцию об относительном характере любой адаптации. Благодаря этой же логике две фундаментальные проблемы происхождения адаптаций и многообразия жизни как бы столкнулись друг с другом. Встала задача на новом исследовательском уровне связать воедино идеи естественного отбора, относительной адаптации, увеличения числа видов и происхождения надвидовых таксонов. Нужен был широкий объединяющий принцип, который должен был опираться на все те новшества, которые теория Дарвина достигла в 50-е годы.

3.5. Таксономия. Принцип дивергенции

Практически все течения в современной систематике, которые используют эволюционный подход, считают своим почётным долгом назвать Дарвина своим основоположником. Обычное высказывание теоретиков систематики и дарвинизма звучит так: Дарвин создал

концепцию общности происхождения или происхождения от общего предка и эта гениальная идея заменила концепции идеального типа или архетипов Кювье и Оуэна. В этом есть доля правды, но это ещё не вся правда. Идея общности происхождения чётко была сформулирована Дарвином ещё в рукописях 40-х годов. Рождение гениальной идеи не вызвало у Дарвина никаких бурных реакций, и он как-то совершенно спокойно излагал эту тему, как нечто само собой разумеющееся. Совершенно другие эмоции возникали у великого британца, когда он писал о естественном отборе, и особенно о принципе дивергенции. Причина, по-видимому, состояла в том, что идея естественного отбора как главная причина эволюции не была состыкована с филогенетическими воззрениями. Так, в «Очерке 1844 года» главы, посвящённые естественному отбору и филогении, были как бы независимыми, и связка между ними полностью отсутствовала. Нужно было искать контакты и следствия между теорией естественного отбора и, как бы сейчас сказали, его макроэволюционными последствиями. В рамках идеологии 40-х годов Дарвин такую связку не мог обнаружить в силу «лимитных» экологических и генетических воззрений.

Современные ведущие специалисты в области систематики и теории эволюции точно провели разграничительную линию между филогенетическими системами, построенными лишь на идее общности происхождения и эволюционной систематике, включающей принципы общности происхождения и дивергенции [24:25]. Филогенетические системы типа кладизма, очень удобны для работы, особенно при компьютерной обработке материала, но логика таких систем, доведённая до конца упирается в полный абсурд, так как общего предка можно в принципе искать до бесконечности.

Современные дискуссии в эволюционной теории и теории систематики лучше всего объяснять на примере класса птиц, который широко обсуждается представителями обеих школ. Генеалогически птицы более родственны крокодилам, чем млекопитающим. По этой причине кладисты рассматривают птиц как отряд рептилий. Эволюционный же систематик не ограничивается генеалогическими связями, а обращает внимание и на то, что птицы подверглись значительной модификации, включая расположение многочисленных систем органов, и освоили совершенно новый образ жизни. Именно по этой причине их ранг более высокий (класс), равноценный по объёму рептилиям и млекопитающим.

Таким образом, система становится более информативной, и в то же время не делается искусственной, так как эволюция птиц является эмпирическим фактом. Конечно, принцип дивергенции – это не универсальный «спаситель» во всех случаях классификации, так как с неизбежностью встает вопрос, какая степень дивергенции

определяет ранг таксона? Даже приняв этот принцип, не всегда однозначно можно найти критерии для сравнения, если, например, одна группа изменилась в репродуктивной системе, а другая в скелете. И все же структура линнеевской иерархии такова, что генеалогический порядок сам по себе недостаточен для ранжирования групп. Генеалогия и дивергенция, по Дарвину, могут сосуществовать и, более того, лишь вместе способны объяснить иерархичность таксонов. Соответственно, по Дарвину, любой таксон является генеалогическим множеством, а не просто группой морфологически сходных организмов. При рассмотрении таксонов Дарвин, начиная с 40-х годов, акцентировал внимание на генеалогии, и это позволило ему подойти к пониманию реальности таксонов любого ранга. Вид и любой другой таксон так же реален, как и индивид.

Принцип дивергенции – есть выведение признаков в качестве следствия действия естественного отбора. Новый принцип резко раздвинул объяснительные пределы теории естественного отбора. Более того, приложение принципа дивергенции к решению проблем классификации означало, что теория естественного отбора наконец-то прошла проверку в разных разделах естественной истории и приобрела обширный эмпирический базис. Ведь проблемы классификации были самыми сложными в естественной истории. Они решались и решаются на основе глубокого знания эмбриологии, морфологии, биогеографии и экологии.

Действительно, в опубликованном виде принцип дивергенции впервые был обнародован Дарвином в «Происхождении видов». Но следует искать все возможные пути происхождения идеи в онтогенезе учёного и сверять взгляды учёного с другими родственными идеями, которые господствовали в то время и выдвигались авторитетными учёными. Кроме того, встаёт острый вопрос, случайно ли Дарвин в 1844 г. упустил принцип дивергенции или существовали какие-то глубокие научные основания, не позволившие ему развить принципиально новые воззрения на эволюцию выше видового ранга?

Ранее было показано, что именно в исследованиях по систематике формировалась «новая генетика» Дарвина. Но что собой представляли сами теоретические воззрения Дарвина на систематику с учётом работы над усоногими раками, и какую роль они сыграли в формировании и развитии его безграничного взгляда на эволюцию. Короче говоря, надо выявить прямые и обратные связи между формированием эволюционной теорией Дарвина и его трудами, или даже шире, воззрениями на таксономию.

Во взглядах Дарвина на таксономию как бы прослеживаются **два параллельных, мира, которые периодически пересекаются и взаимно обогащают друг друга.** В основном труде по таксономии – систематике усоногих раков – Дарвин повёл себя как опытный

дипломат и глубоко скрытал эволюционные воззрения, которые он изложил в рукописях 40-х гг. Более того, и в заметках по систематике, представленных в ранних записных книжках по трансмутации видов 1837–1839 гг. Дарвин не всегда выглядит как эволюционист. Когда он приводил примеры, связанные с усоногими раками, то ситуация выглядит так как, будто бы он просто думал, а что с ними делать? Тупиковая ситуация порождает внутренний диалог, который всегда сопровождал творчество Дарвина в области эволюционной теории и периодически вызывал резкий всплеск эмоций у глубоко спокойного или даже меланхолического человека. Более того, он сам постоянно создавал себе тупиковые ситуации или искал контрпримеры, опровергающие его новые теоретические находки. Этот стиль мышления, требующий огромных творческих затрат, хорошо обнаруживается и при изучении формирования идеи естественного отбора и особенно принципа дивергенции.

Дарвин откровенно воспринял таксономию, строящуюся из пяти членов, Уильяма Маклея (MacLey) (система всегда включала исключительно пять членов, взятых в круг) и в это же время можно обнаружить, правда, с большими натяжками, и эволюционно-таксономические высказывания.

У Маклей в начале 20-х годов XIX столетия предложил систему животного мира, получившую в Британии широкое признание, названной «квинаризмом» (Quinarism). Пятёрка была магическим числом, а круг магическим символом. Выбор круга в качестве символа, возможно, объясняется влиянием идей К. Линнея (von Linne Carl, 1707–1778), но не в области систематики, а в совершенной иной сфере – глобальной экологии или экономии природы, о чём речь шла ранее. В 1749 г. Линней предлагал рассматривать жизнь как сеть круговоротов или циклических образований. В основе всей жизни, по Линнею, лежит гидрологический цикл. Зоолог и сторонник Каббалы У Маклей, рассуждал таким образом, что иерархическая система, включающая виды, рода, отряды и т. д. всегда состоит из пяти членов, которые берутся в круг и между ними на стыке кругов, существуют спорные или переходные группы, к которым и принадлежала Cirripedia. Эти круги находятся и в структурном родстве, и на одном уровне классификации. Например, если из пяти царств мы выбираем позвоночных, то они состоят из пяти классов (млекопитающие, птицы, рептилии, амфибии и рыбы). Система У Маклея была принята безоговорочным авторитетом в области сравнительной анатомии Оуэном в 1843 г. в его знаменитых лекциях по сравнительной анатомии и физиологии беспозвоночных, и именно при классификации усоногих раков, труднейшей группы, где существуют асексуальные формы и гермафродитизм. В серии лекций именитый зоолог большое внимание уделил систематике усоногих раков как

одной из самых трудных групп и указал на важность личиновых форм в их классификации, т. е. вне всяких сомнений, он искал родство и внимательно взвешивал признаки. Более того, Оуэн даже предложил диаграмму ветвления групп животных ещё в 1837 г. [40]. Идея ветвления в пределах изучаемой группы, могла возникнуть в лекциях и трудах Оуэна при теоретической интерпретации эмбриологии К. Бэра (Baer Karl, 1792–1876), где собственно уже содержалась идея эмбриональной дивергенции, которая абсолютно не противоречила его концепции архетипа, а скорее была очень близка к идеям мирового лидера эмбриологии. Концепция архетипа зародилась в творчестве Оуэна из идей античной философии (Платон, Аристотель) и подчеркивала стабильность, широкую устойчивость формы лишь у основателей крупных таксонов. В пределах же архетипа, допускалось ветвление форм, но, конечно, более низкого таксономического уровня, т. е. ветвление расширяется в пространстве, лишь при движении вниз (к более мелким группам). Геометрия принципа архетипа включала и стабильность формы, и ограниченное ветвление. Дарвин работал в этой парадигме многие годы, и именно в её рамках зарождались первые, но весьма ограниченные идеи общности происхождения. Ведь и концепция гомологии Оуэна целиком была построена на представлениях о родстве и структурном сходстве организмов, и именно в его понимании она вошла и в «Происхождение видов».

В рукописях Дарвина 40-х годов, как это было показано выше, широко была представлена идея общности происхождения и, думается, что Дарвин ещё никакой революции в области теории систематики не совершил. Он просто расширил рамки этой идеи, которая содержалась в трудах, всегда «битого» дарвинистами Оуэна (британского Кювье). Но самой идеи дивергенции в рукописях Дарвина и близко даже не было. Поэтому все утверждения историков науки старшего поколения, о раннем зарождении принципа дивергенции, мягко говоря, весьма сомнительны. Ранние высказывания Дарвина о «дереве» жизни и «коралле» жизни и даже его диаграмма о ветвлении, приводимая в «Записных книжках» 30-х гг. вполне укладывается в схемы и диаграммы Оуэна, которые он всегда помещал в трудах по таксономии беспозвоночных и позвоночных животных. При внимательном сопоставлении текстов Оуэна и Дарвина, явно обнаруживается, что «проклятый» противник революционной теории в науке, радикально двигал мысль Дарвина в рамках британского стиля теоретизирования, так как идеи Маклея и Оуэна, доминировали далеко не на континенте.

Именно Дарвин разорвал круг У. Маклея и выстроил другую геометрию таксономии, основанную на принципе дивергенции, включающей степень продвинутости и улучшения таксона, ветвление

филетических линий, эволюционный застой и чётко выписал ортогенетические отрезки. Дарвин вполне чётко допускал, что эволюционный процесс неизбежно создаёт и продвинутость (advance) и ветвление, но иногда эволюция может приобрести чётко выраженную ортогенетическую направленность. Диаграмма Дарвина, изображающая принцип дивергенции, никогда серьёзно не анализировалась, а ведь в ней можно обнаружить многие современные идеи, но не как самостоятельные, а вписанные в очень ёмкий теоретический конструкт. Все феномены были охвачены теорией естественного отбора и их объяснения выводились в качестве следствия мощной сверхтеории. Правда, такие важные и тонкие переходы не всегда улавливаются, но в мышлении Дарвина уверенно доминировала именно такая концепция природы. Таким образом, принципа дивергенции ещё не было в трудах и рукописях Дарвина ранних лет по одной простой причине: принцип дивергенции выводился Дарвином лишь в 50-е годы, как следствие теории естественного отбора. В науке существует естественная последовательность в решении задач. Пока Дарвин не создал «зрелую» теорию естественного отбора, основанную на новой генетике и динамичной экологии, он не мог вывести принцип дивергенции. Легко бросающаяся в глаза схема ветвления жизни, далеко не тождественна принципу дивергенции, который включает в себя всю современную геометрию таксономии и теории эволюции. До формулировки принципа дивергенции эволюционный процесс не был схвачен во всем многообразии и на всех таксономических уровнях одновременно. Теория естественного отбора хорошо объясняла адаптацию популяций и видов к местным условиям существования, но не имела выхода на большую эволюцию, и иерархию таксонов в декартовом пространстве. Очевидно, это стало возможным, когда принцип дивергенции был выведен в качестве следствия в действии естественного отбора. Многие современные эволюционисты утверждают, что дивергенция признаков легко бросается в глаза и здесь нечего ломать копыя. Например, Ламарк, всегда демонстрировал расхождение признаков в рамках грады или ступени организации животных, но это не совсем тождественно принципу дивергенции. Говоря современным языком, Ламарк был ближе к молодому Дарвину, с его идеями ветвления и даже в некоторых моментах с общностью происхождения. Но принцип дивергенции включает и переходы от одной грады к другой. И при этом Дарвин тонко обошёл ортогенетические (или прямолинейные) траектории, которые были присущи, как всем ранним эволюционистам, так и противникам теории эволюции. Например, предшественник Ч. Дарвина, Р. Чемберс (Chambers Robert, 1802–1871) трактовал эволюцию как серию параллельных линий, и у

него не было не то что принципа дивергенции, но даже идеи общности происхождения, которая присутствовала в рукописях Дарвина 40-х гг

Многие явления природы легко бросаются в глаза, но их трудно научно объяснить. Поэтому Дарвин пока не организовал связку естественный отбор – дивергенция, он был внутренне не удовлетворён и не считал свою теорию эволюции завершённой. Об этом красноречиво свидетельствует его письмо к Хукеру от 8 июня 1858 г в котором он принцип дивергенции приравнивал по значимости к теории естественного отбора. Дарвин в письме на первое место поставил именно его, поскольку без этого принципа, теория естественного отбора выступала как теория, объясняющая лишь адаптацию видов. Без объяснения механизмов большой эволюции (макроэволюции) теория естественного отбора была весьма ограниченной и её элементы можно обнаружить у многих философов, писателей и натуралистов, которых обычно называют предшественниками Дарвина. Это типичная ситуация в науке. Когда выдвигается революционная теория, то начинается активный поиск предшественников с целью доказать, что данная теория не нова, или пытаются доказать ошибочность теории, чтобы её быстро «похоронить». Позднее, аналогичная ситуация сложилась вокруг открытия законов Менделя и теории относительности А. Эйнштейна.

И всё же, что писал сам Дарвин о происхождении принципа дивергенции. В «Автобиографии», написанной в 1876 г он хорошо изложил суть принципа дивергенции и его происхождение. «В то время <1844 г – прим. автора> Я упустил из виду одну проблему, имеющую огромное значение, и меня изумляет, – если только не вспомнить анекдота о колумбовом яйце – каким образом я мог не обратить внимания, как на саму проблему, так и на путь к её решению. Проблема эта – тенденция органических существ, происходящих от одного корня, дивергировать по мере того, как они модифицируются <эволюируют – автор> в своих признаках. Тот факт, что они значительно дивергировали, с очевидностью следует из принципа, на основании которого мы в состоянии всевозможные виды классифицировать в роды, роды в семейства, семейства в подотряды и так далее... Решение, как я полагаю, состоит в том, что модифицированное потомство всех доминирующих и количественно возрастающих форм имеет тенденцию адаптироваться к многочисленным и весьма разнообразным (по своим условиям) местам в экономии природы» [11:228].

Действительно ли Дарвин в 1844 г случайно «упустил» из виду проблему дивергенции? И здесь нам нужно повторить некоторые моменты. До сих пор во многих исследованиях не проводится различий между дивергенцией как свершившейся эволюционной историей (явления дивергенции) и принципом дивергенции как сложным

теоретическим обобщением со сложной историей формирования. Интересна следующая постановка вопросов: что препятствовало формулировке принципа дивергенции в 30–40-е годы? Каковы были эмпирические и теоретические предпосылки для возникновения радикально новых воззрений Дарвина на природу высших таксонов и классификацию? Анализ принципа дивергенции убедительно доказывает трансформацию всей теории Дарвина. Ранняя трехлимитная теория просто погибла и была принята версия, согласно которой часть видов могут претерпевать дивергенцию, а другая часть может оставаться стабильной в течение длительного геологического времени. Но по каким исследовательским линиям Дарвин нашёл связь между теорией естественного отбора и принципом дивергенции?

В природе всегда существует много вариаций, что позволяет естественному отбору адаптировать вид к различным биотическим и абиотическим факторам. Адаптация и вытекающее разделение труда (специализация) подразделяют вид на разновидности, которые в свою очередь могут стать зарождающимися видами. Чем больше дочерние и сестринские группы будут уклоняться от общего предка, тем больше шансов на их сохранение, так как откроется больше возможностей для создания своего места *<по существу, ниши – прим. автора>* в экономике природы. Дивергенция ослабляет пресс конкуренции и тем самым отбор всегда будет активно содействовать такому неограниченному процессу. Таксономическая дивергенция, является следствием естественного отбора, создающего множество специализаций и адаптаций. Следовательно, естественный отбор объясняет природу классификации. Разделение труда в группах, специализация на эколого-физиологическом уровнях, разделение ниш в использовании ресурсов и пространства, объединяются в одно объяснение, почему группы включаются друг в друга и соподчиняются.

Вот почему Дарвин, полагал, что генеалогия сама по себе, не даёт классификации. «Р а з м е р *<разрядка Дарвина>* различий в разных ветвях или группах, находящихся в одной и той же степени кровного родства с общим предком, может колебаться весьма значительно, так как он зависит от разных степеней модификации, пройденных этими группами; это и выражается размещением форм по разным родам, семействам, подотрядам и отрядам» [12:364]. Объединение принципа общности происхождения с принципом дивергенции позволило Дарвину продвинуться в понимании естественной системы. «Таким образом, естественная система представляет генеалогическое распределение существ, как в родословном дереве, но размер модификаций, пройденных разными группами, выражается в размещении их по разным так называемым родам, семействам, подотрядам, отрядам и классам» [12]. Ссылаясь

на диграмму к 4-й главе «Происхождения видов» Дарвин иллюстрировал то каким образом принцип дивергенции может быть использован в систематической работе. Так, например, три силурийских вида (A, F, и I) из родственных родов эволюционировали в 15 современных родов. Потомки A и I сейчас составляют различные семейства или даже отряды «Но существующий род F-14 как можно предположить изменился в слабой степени и может совпадать с прародительским родом F пример чему представляют немногие ещё существующие организмы, относящиеся к силурийским родам» [12]. Этой формулировкой Дарвин, стремился показать, каким образом принцип дивергенции может «работать» в практике систематике.

В 70–90 гг прошлого столетия много биологов и историков посвятили свои труды изучению истории принципа дивергенции в трудах и рукописях Дарвина. Из множества версий отметим концепцию гарвардского историка науки С. Швейбера, который удачно попытался синтезировать различные точки зрения (Schweber, 1985). Он обратил внимание на то, что историю принципа дивергенции можно понять, лишь держа в уме социальные и научные факторы. Идея знаменитого политэкономиста Смита о разделении труда как факторе развития человеческого общества имела глубокое влияние на А. Мильн–Эдвардса. Он «перевез её» в биологию в качестве уже своей концепции физиологического разделения труда в организме. Доказательством служит и тот интригующий факт, что в 1851 г Дарвин посетил Большую Промышленную выставку и слушал речь принца Альберта. Принц сказал, что будущее всего человечества зависит от разделения труда. Дарвин слова принца записал в свой блокнот. Он с удовольствием цитировал «Общую зоологию» Мильн–Эдвардса, так как ему было более удобно сослаться на именитого зоолога, чем на политэкономиста или представителя власти. Важно и то, что идея разделения труда позволила Дарвину переосмыслить всю концепцию экономии природы. Идея о том, что процессы дивергенции создают вакансии в экономии природы, раскрыла не только биологический смысл дивергентной схемы, но и вскрыла роль естественного отбора в этом процессе. Так на уровне межвидовой диверсификации и был сформулирован в начале 1850-х годов сам принцип дивергенции. А далее Дарвин, как всегда, максимально использовал принцип экстраполяции: дивергенция видов была перенесена на происхождение таксонов любого ранга. Модель Швейбера хорошо укладывается в общий поток исследований, так как большинство историков науки утверждают, что именно с 1852 по 1857 гг были годами наиболее активного поиска Дарвином принципа дивергенции не только в трудах, но и в рабочих записях, предварительных набросках и в переписке.

Итак, все теоретические и аналитические новшества Дарвина после 1844 г были красиво собраны вместе в сформулированном им принципе дивергенции. Сам принцип дивергенции представляет собой многоуровневое теоретическое обобщение. В сжатом виде он означает, что эволюционный процесс сам по себе создаёт новые эволюционные возможности, процессы ветвления и прогрессивной эволюции, т. е. принцип дивергенции объясняет механизмы возникновения и поддержания многообразия жизни и эволюционной продвинутой таксонов любого ранга (вид, род, семейство, отряд, класс и т. д.).

3.6. Принцип дивергенции и видообразование на континентах: концепция частичной изоляции

В 1844 г Дарвин мыслил обычный путь видообразования в такой последовательности: географическая раса – зарождающийся вид – «хороший» аллопатрический вид. Хотя допускалась возможность образования экологических рас или форм у растений без строгой географической изоляции, Дарвин как бы испытывал нехватку аргументов в пользу негеографической модели видообразования. Трудно даже сказать, были ли это вообще сложившиеся взгляды. Он, скорее, думал о том, как продемонстрировать положение о монофилетическом происхождении таксонов в процессе градуальной эволюции.

В 1856–1858 гг. теоретический и эмпирический багаж Дарвина был совершенно иным. Он развил принцип дивергенции, приобрёл богатый опыт систематика сложной полиморфной группы беспозвоночных животных (Cirripedia). У этой группы широко распространён гермафродитизм, и для неё характерен сидячий, или прикрепленный, образ жизни. Разумеется, опыт Дарвина как систематика беспозвоночных животных в чём-то дополнял, а в чём-то, быть может, вступал в конфликт с его предшествующим опытом полевого натуралиста, изучавшего наземных позвоночных. Дарвин проявил большой интерес к изучению биогеографии растений. У него сложились обширные контакты с ботаниками, особенно с Хукером. Мир растений был удивительно похож на мир усоногих раков: малоподвижный образ жизни, разнообразие способов размножения, а также жизненных форм, существующих в границах больших континентальных ареалов.

Можно с уверенностью сказать, что упомянутые факторы порознь и во взаимодействии оказали влияние на Дарвина. Его взгляды на процессы образования видов стали более гибкими и разнообразными.

Но после формулировки принципа дивергенции проблемы видообразования стали для Дарвина фрагментом решения более общей проблемы дивергенции таксонов. А это означало, что Дарвин

сконцентрировал внимание, как сейчас говорят, на анализе видообразования не только в пространстве, но и во времени. Ему важно было прямо приложить зрелую синэкологическую теорию естественного отбора к объяснению видообразования.

Вначале Дарвин в активной форме выложил весь запас аргументов в пользу естественного отбора как универсальной причины эволюции. Естественный отбор, по Дарвину, способен объяснить и видообразование, и дивергенцию таксонов. Между видообразованием и дивергенцией существует глубокая связь. Но восприятие материала затруднено не только его концентрированным изложением, но и терминологическими сложностями. В то время ещё не вошли в обиход понятия симпатрического и аллопатрического видообразования. Более того, ещё не пользовались самим термином «видообразование» (speciation). Дарвин писал об «образовании видов путём естественного отбора» и о «мануфактуре видов» (the manufacturing of species) [36:261].

Теория видообразования Дарвина 50-х гг. всецело базировалась на гипотезе, что виды, имеющие в своём составе большее количество разновидностей, создадут и больше видов. Следовательно, «разновидности – только зарождающиеся виды», а «виды – более резко обозначившиеся и постоянные разновидности». Эти положения явились для Дарвина ключевыми в понимании дивергенции и видообразования.

Взгляды Дарвина на вид и видообразование подверглись резкой критике со стороны Э. Майра [22]. Дарвин в «Происхождении видов» принял морфологический критерий вида и в силу этого, по мнению Майра, «грешил» типологизмом при объяснении видообразования, иначе говоря, у Дарвина отсутствовал популяционный подход к видообразованию. Сводя видообразование к действию естественного отбора, он якобы смещал филетическую («вертикальную») эволюцию и видообразование («горизонтальную» эволюцию). Видообразование происходит в результате взаимодействия многих факторов, где первичным и ведущим является географическая изоляция. Дарвин же ошибочно считал географическую изоляцию и естественный отбор альтернативными механизмами эволюции.

Столь критическая оценка взглядов Дарвина на видообразование крупнейшим специалистом, Э. Майром, естественно, требует тщательного исторического и текстологического исследования. Это, возможно, ещё дело будущего. Сразу же бросается в глаза, что Майр «прочитал» Дарвина сквозь призму своей концепции видообразования и своих взглядов на природу эволюционного процесса в целом. Однако у самого Майра есть оппоненты (например, М. Уайт, К. М. Завадский, Н. Н. Воронцов) или исследователи, придержи-

вающиеся более умеренных взглядов на роль географической изоляции в эволюции (Ф. Добржанский).

Вряд ли можно утверждать, что в трудах по теории эволюции Дарвин опирался на концепцию морфологического вида, которая по своей сути была антиэволюционной. Взгляды же Дарвина на разновидности и виды носили эволюционный характер. Дарвин создал оригинальную концепцию «эволюирующего вида». При помощи своей концепции он решал не только сугубо научные задачи, но и видел в ней антикреационистский аргумент. Креационистская трактовка вида всячески отрицала возможность превращения разновидности в самостоятельный вид. В 50-е гг. Дарвин чётко выявил своего главного оппонента и в противовес ему строил свою аргументацию.

Дарвину важно было утвердить мысль о естественноисторическом происхождении видов. Вопрос же о том, возникают ли виды в условиях географической изоляции или нет, является более частным и мог обсуждаться лишь после одобрения концепции эволюирующего вида. Эта концепция формировалась с целью объяснения филетической эволюции, т. е. трансформации видов во времени и их дивергенции. Тезис о разновидности как зарождающемся виде наилучшим образом соответствовал поставленной задаче. И по этим соображениям вопрос о роли географической изоляции в видообразовании отодвигался на второй план.

Дарвин не заслуживает обвинений в абсолютизации морфологического критерия вида. Он считал репродуктивную изоляцию ведущим критерием вида у бипарентальных организмов. «Формы, которые обычно рассматриваются как разновидности, и формы, которые оцениваются как виды, отличаются в одном очень важном отношении, а именно, в полной фертильности разновидностей и уменьшенной фертильности потомства двух видов» [36:165]. Дарвин не только включал репродуктивную обособленность в диагностические признаки вида, но, как и в случае морфологических различий, отмечал постепенный характер ее формирования. «Бесплодие видов при скрещиваниях носит градуальный характер... Бесплодие не прямо связано с общей величиной различий между двумя формами, но следует своим собственным законам» [36].

Пока ещё трудно выявить все источники взглядов Дарвина на вид и видообразование. Очевидно, опыт систематики беспозвоночных животных пришелся Дарвину очень к стати. Он испытывал большие трудности при классификации широко расселенных полиморфных видов морских желудей (*Balanus*). Во многих разделах монографии, посвященной сидячим Cirripedia Дарвин не провел четких различий между видами и разновидностями, отмечая трудности в классификации близкородственных и высокоизменчивых групп организмов. Восемь форм *B. amphitrite* он вначале описал как

самостоятельные виды, а позднее «я сделал, по-видимому, правильно, обозначив их одним видовым названием» [30]. Аналогичные сомнения появились в уме Дарвина при классификации рода *Chthamalus*. «Я должен высказать предположение, что все широко распространённые формы группируются вместе и принадлежат к одному виду» [30]. Изучая видовой состав больших ботанических родов, Дарвин столкнулся с подобными исследовательскими ситуациями. Ясно, что в исследованиях по *Cirripedia* он пользовался, по современной терминологии, концепцией политипического вида. Он трактовал вид как систему, состоящую из множества внутривидовых форм и прежде всего популяций, заселяющих различные части ареала вида.

Связь между взглядами Дарвина на вид и видообразование и исследованиями по систематике может быть частично обнаружена и в другом отношении. Мысли Дарвина носят общебиологический характер и приложимы к любым видам, независимо от способа их размножения. Для усоногих раков характерен гермафродитизм, и Дарвин считал этот способ размножения первичным у *Cirripedia*. Хотя сейчас по этому сложному вопросу существуют различные мнения [13;14].

Исследования по таксономии усоногих раков способствовали дальнейшему развитию и проверке теории эволюции в целом. Наличие многообразия внутривидовых форм у широко расселенных видов укрепляло уверенность Дарвина в том, что градуальные или постепенные эволюционные изменения на всех стадиях должны быть функционально значимыми. Именно только такой вывод полностью соответствовал предсказанию теории естественного отбора.

Вопрос об отношении Дарвина к эволюционной роли географической изоляции в трудах и рукописях 1850-х гг достаточно сложен. В 1844 г Дарвин рассматривал видообразование в качестве результата взаимодействия географической изоляции и естественного отбора. Правда, он коснулся возможности эволюции широко расселенных видов без строгой географической изоляции в связи с решением проблемы монофилетического происхождения надвидовых таксонов. Иначе говоря, как и в ранних работах, при помощи биогеографического подхода он решал проблемы хронологического порядка.

В ноябре 1854 г он обдумывал проблему монофилии и искал связь между видообразованием и филетической или вертикальной эволюцией. Дарвин подготовил заметку, которая найдена в архиве и опубликована. Из записей видно, что в это время он был на пути к формулировке принципа дивергенции. Дарвин склонялся к мысли, что у видов, населяющих большие и непрерывные территории, зарождающаяся форма не может быть полностью изолированной от родительской формы. Может ли в этих условиях произойти трансформация видов? Был дан положительный ответ. В большой популяции может проявиться «сильный» или «энергичный» отбор

(vigorous selection), который защитил бы благоприятные изменения от «заболачивания» и тем самым изолировал бы зарождающуюся форму от родительской на основе привычки [36:582].

Тщательный анализ архивной заметки ведёт к выводу, что по мере того как сложные полиморфные виды животных и растений всё более приковывали внимание Дарвина, у него возникали сомнения в справедливости старых взглядов на видообразование. Действительно ли малая изолированная популяция наиболее благоприятна в «мануфактуре видов»? В малых популяциях низка вероятность появления благоприятных изменений, малые популяции больше подвержены вымиранию. По этим причинам, скорее большие материковые ареалы наиболее благоприятны для создания новых видов. Если континентальные трещины или опускания материков (например, Южная Америка) превращают континент во временный архипелаг, то складываются идеальные условия для возникновения изменчивости и направленного действия естественного отбора. Географическая изоляция всегда благоприятствует возникновению новых видовых форм. Однако раскол суши не является необходимым условием, ограничивающим свободное скрещивание в больших популяциях, которое всегда замедляет действие естественного отбора. У континентальных видов помимо географического обособления существуют и другие факторы, ограничивающие свободное скрещивание. Именно в этом аспекте Дарвин рассматривал роль поведения в эволюции: поведенческие реакции могут стать эффективными изолирующими механизмами, предотвращающими или понижающими частоту свободного скрещивания [36:260–261, 265, 273–274].

Принцип дивергенции увеличил интерес Дарвина к континентальным видам, которые, скорее всего, являются родоначальниками крупных таксонов. Принцип дивергенции также укреплял веру в то, что филетическую эволюцию и видообразование можно объяснить, не обращаясь к постоянным геологическим и климатическим изменениям, которые упоминаются в «Очерке 1844 г.». Прилагая к анализу видообразования принцип дивергенции, Дарвин обратил внимание на экологические и этологические аспекты изоляции. Он расширил представления об изоляции на основе привычки и термин «изоляция» начал употреблять в более широком смысле. Дарвин обратил внимание на экологические, этологические и микрогеографические (биотоп, температура, влажность) аспекты изоляции. «Я должен отметить, что у животных, которые спариваются для размножения, некоторая степень обособления если и не необходима, то во всяком случае даёт большие преимущества. Это может происходить в силу того, что они размножаются в несколько разное время, потому ли, что они водятся в различных стациях, или потому, что особи каждой разновидности предпочитают спариваться друг с другом» [36:257].

Из текста видно, что под «некоторой степенью обособления» Дарвин понимал небольшую пространственную или биотопическую изоляцию.

Идея изоляции без большой географической обособленности зарождалась в мышлении Дарвина для объяснения возможности видообразования у позвоночных животных, обитающих на континентах. Однако вскоре он понял, что новые взгляды лучше применимы к растениям и к беспозвоночным животным. У организмов, ведущих сидячий или прикрепленный образ жизни, при нарушении бисексуальности (гермафродитизм, партеногенез, апомиксис) образование новых видов может происходить без полной изоляции. «Хотя и в подобных случаях, изоляция, по крайней мере, частичная изоляция, очень благоприятствовала бы естественному отбору» [36:256].

Итак, Дарвин создал концепцию частичной изоляции, при помощи которой он стремился объяснить видообразование, протекающее на континентах, при стабильных геолого-географических условиях. Новая концепция изоляции органически сливалась в его мышлении с представлениями о большом запасе изменчивости у широко расселенных континентальных видов, а также с его взглядами на роль биотических отношений в эволюции. Дивергенция и видообразование могут происходить без «диффузии» вида в новые изолированные местности. «Я не сомневаюсь, что многие виды образовались в различных точках абсолютно неразрывного ареала, где физические условия самым нечувствительным образом изменяются от одной точки к другой» [36:266].

Видообразование в цепи популяций, образующих сплошной ареал, мыслилось Дарвином так: разновидность или зарождающийся вид может возникнуть на одном конце цепи популяций, а другой – на другом. Краевые варианты всегда будут частично изолированы от родительской популяции. Кроме того, они ведут непрерывную конкуренцию со многими другими видами за ресурсы и места в эконии природы, между краевыми формами возникают промежуточные, однако они будут малочисленны и более слабы в конкурентном отношении. Со временем краевые формы будут вытеснять промежуточные. Морфологическая прерывистость между крайними формами возрастёт, что и будет свидетельствовать о завершении процесса видообразования. Краевые формы делят области распространения и будут ранжироваться как «хорошие» виды. Такой строй мысли вёл Дарвина к объяснению градуально-дивергентного характера эволюции. Кстати, возможность быстрого видообразования в периферийных популяциях частично изолированных континентальных видов не отрицалась Майром в ряде его фундаментальных работ.

У Дарвина рождение «негеографического» взгляда на видообразование действительно происходило под сильным влиянием принципа дивергенции. Яснее всего это видно в «Естественном

отборе», когда он демонстрировал действие принципа дивергенции на примере эволюции рода растений [36:242–243]. Предполагается, что гипотетичный род включает в себя много видов, которые заселили весь градиент условий от влажных местообитаний до пустынных. Допустим, что вид А заселил более влажные местообитания и в результате дивергенции развил несколько разновидностей (a_1 , d_1 и i_1), каждый из которых предпочитает местообитания разной степени влажности. Дальнейшая дивергенция может привести к тому, что a_{10} станет полуводным растением, а i_{10} может вытеснить близкородственный вид В из ряда сухих местообитаний. Потомки вида А (a_{10} ... i_{10}) образуют монофилетичный род. Дарвин полагал, что такое объяснение возникновения родов лучше согласуется с географическим распространением растений.

Дарвин не знал о явлениях полиплоидии, однако, он чувствовал, что у растений жизненные формы и виды могут образовываться без географической изоляции. Критикуя А. Декандоля, который в 1855 г настаивал на географической изоляции как необходимом факторе увеличения растительных форм, он писал: «Не следует подчёркивать, что изоляция всегда необходима для создания новых форм» [36:254].

Подведём итоги. В 1844 г Дарвин лишь коснулся возможности видообразования у широко расселённых видов без строгой географической изоляции. В последующие годы несколько исследовательских линий создали у него устойчивый интерес к изучению эволюции континентальных видов. Принцип дивергенции окончательно укрепил веру Дарвина в то, что широко расселённые материковые виды, образующие много сортов, чаще всего являются родоначальниками крупных таксонов. В конечном итоге приложение принципа дивергенции к объяснению видообразования привело Дарвина к созданию концепции частичной изоляции, ставшей важнейшим механизмом видообразования на континентах.

3.7. Географическая изоляция и биотические отношения: быстрое видообразование на островах

У Дарвина действительно накопилось достаточно веских доказательств в пользу «негеографической» модели видообразования. Поэтому удивляет то, что при малейшей возможности он всячески отмечал эволюционное значение географической или пространственной изоляции. Дарвин не противопоставлял естественный отбор изоляции, а всегда рассматривал её среди «обстоятельств, благоприятствующих естественному отбору». Гибкость позиции Дарвина хорошо видна при обсуждении вопроса о видообразовании у позвоночных животных. «Я продолжаю верить, что в случае, когда много

индивидов свободно скрещиваются и животные являются высокоподвижными, отбор модифицированной формы в силу свободного скрещивания может замедлиться в такой степени, что тенденция к варьированию в одном направлении будет сильно затруднена. Следовательно, я прихожу к выводу, что некоторая степень изоляции крайне желательна. Из того факта, что изоляция местностью важна у высокоподвижных, свободно скрещивающихся животных, я делаю вывод, что у птиц и млекопитающих разновидности и сомнительные виды (не рассматривая монстров, как например альбиносы) вообще населяют различные ареалы» [36:255–256]. У высокоподвижных животных биотические предпочтения создают пространственную изоляцию, и дальнейшая дивергенция осуществляется аллопатрическим путём, т. е. в условиях географической или пространственной изоляции.

Рассматривая проблемы видообразования в главах, посвященных естественному отбору, Дарвин вполне естественно сделал акцент на трансформации вида во времени. Такое историческое превращение одного вида в другой сейчас называется ортоселективным видообразованием. Сам ракурс рассмотрения проблемы требовал акцентирования внимания на видообразовании как следствии в действии естественного отбора. Но такой способ видообразования не всегда ведет к увеличению числа видов. Вместе с тем любая теория видообразования должна объяснить, как происходит рост многообразия жизни. Ответ на поставленный вопрос требует выявления условий и взаимодействующих факторов, благоприятствующих «мультипликации» видов.

Для Дарвина основополагающим фактором было то, что все виды одного рода и более высоких таксонов происходят от общего предка. Поэтому в главах, посвященных географическому распространению видов, Дарвин вновь обсудил тему географической изоляции, делая акцент на миграциях организмов. Он специально обратился к анализу вида и видообразования в пространстве.

После того как Дарвин оценил роль биотических отношений в эволюции и признал активное видообразование у широко расселённых континентальных видов, острова и архипелаги перестали быть для него уникальной моделью эволюции в целом. Он не стал искать у малых изолятов лишь преимущества, а стремился выявить все особенности, присущие малым изолированным колониям. Географическая изоляция была поставлена в прямую связь с биотическими отношениями и величиной изменчивости популяций, акцентируя внимание на генеалогии мигрантов.

Хотя Дарвин продолжал утверждать, что острова и архипелаги очень благоприятны для видообразования [36:261–271], его оценки стали более «сбалансированными». Дарвин хорошо показал

двойную природу колонизации. Даже при успешной инвазии мигранты часто подвержены вымиранию, как и любые малые материковые популяции. В малых колониях имеется мало изменчивости, они могут оказаться более слабыми в конкурентном отношении или подвергнуться уничтожению хищниками. Успех колонизации определяется «генеалогией» мигрантов. Если новые поселенцы происходят от широко расселенных континентальных видов, одержавших победу в борьбе за существование, то успех колонизации резко возрастает. На континентах, как правило, обитает больше видов, чем на островах, и в этих условиях труднее выйти победителями в борьбе за существование. Поэтому мигранты, попадая в менее суровые условия борьбы за существование, получают шанс на быстрое видообразование и широкое распространение.

Именно анализ видовых поселений островов и архипелагов лучше всего свидетельствует о том, что Дарвин рассматривал видообразование как процесс, складывающийся из взаимодействия многих факторов (географическая изоляция, биотические отношения, размер популяции, величина ареала, размах изменчивости и интенсивность действия естественного отбора). В итоге Дарвин по сути дела пришёл к модели видообразования, очень близкой к той, которая сейчас называется «быстрое видообразование на основе принципа основателя». «Иммиграция нескольких новых форм или даже одной может вызвать настоящую революцию в отношениях между старыми поселенцами. Если некоторое число форм модифицировалось путём естественного отбора, то лишь это одно почти неизбежно будет вести к модификации других поселенцев. Мы видим органическое действие и реакцию. Вся природа связана сетью отношений: если некоторые формы изменились и совершили прогресс, то те, которые не модифицировались, рано или поздно будут вымирать... Следовательно, я заключаю, что изоляция значительным образом благоприятствует созданию через естественный отбор новых видовых форм. Изоляция также будет ограничивать действие свободного скрещивания [36:271–272].

Любопытно, что когда Дарвин начал рассматривать географическую изоляцию во взаимодействии с биотическими отношениями как «инициаторами» эволюции, то острова и архипелаги он увидел в совершенно новом свете. Они оказались удачным модельным объектом, подтверждающим синэкологическую трактовку естественного отбора, т. е. такую трактовку при которой биотические факторы выступают главными и постоянно действующими агентами селективного процесса.

Дарвин обратил внимание на то, что эндемичность фауны и флоры Галапагосских островов нельзя объяснить действием абиотических факторов. Острова расположены друг подле друга и

на одной высоте. Они сходного геологического происхождения и одинаковы по климату. «Для меня это долго оставалось большим затруднением, но оно объяснялось главным образом прочно укоренившимся заблуждением считать физические условия за наиболее важные, тогда как нельзя и спорить, что характер одних видов, с которыми другим приходится конкурировать по крайней мере столь же важен и обычно ещё более важен для успеха... Когда в прежние времена переселенец попадал сначала на один остров и затем расселялся, он попадал на разных островах в разные условия, так как должен был конкурировать с разными группами организмов... Если бы он начал затем изменяться, то естественный отбор, вероятно, начал бы благоприятствовать на разных островах разным разновидностям» [12:346].

Итак, островная биография тропиков не оставляет никаких надежд на обвинение Дарвина в том, что он сводил сложный процесс видообразования к одному естественному отбору или трактовал естественный отбор и изоляцию в качестве альтернативных механизмов эволюции. Открытие Дарвином двойной природы инвазии говорит о близости его воззрений к современной островной биогеографии. Например, сейчас хорошо известно, что размер ареала очень важен у вновь возникшего вида в условиях островной изоляции, так как скорости вымирания обратно пропорциональны размеру популяции. Число же эндемичных видов на островах прямо пропорционально размеру острова. Мысли Дарвина о том, что представители широко расселённых континентальных видов получают больше шансов на удачное вселение, весьма созвучны идее о возможности удачной инвазии у К-отобранных видов, т. е. видов, которые побеждают своих противников не числом, а умением.

3.8. Проблема симпатрических видов

В 50-е гг. Дарвин чётко показал, что видообразование не укладывается в одну схему. Установление различных путей видообразования у наземных позвоночных, беспозвоночных животных и растений была большой заслугой Дарвина. Тем ~~не~~ менее нет надёжных доказательств, что он придерживался строго симпатрической модели видообразования, когда зарождающийся вид строго сосуществует с родительским. Об этом свидетельствуют его биогеографические воззрения: «хорошие» виды, по Дарвину, всегда географически разделены, ареалы близкородственных видов, как правило, не перекрываются. Принцип географического замещения близкородственных видов Дарвин считал столь фундаментальным, что называл его в числе важнейших фактов, способствовавших

становлению эволюциониста [11:224]. Именно интенсивная конкуренция между близкородственными видами препятствует образованию симпатрических зон или зон перекрытия ареалов у близкородственных видов. Дарвин и на этот раз приводил пример с тремя видами дроздов-пересмешников, которые обитают на различных островах Галапагоса. Но при этом, он слабо использовал материал по выюлкам Галапагоса, у которых ареалы близкородственных видов часто перекрываются, потому что считал подобные явления исключительно редкими и временными [36:257,261].

На первый взгляд может показаться, что новые трудности в объяснении явлений перекрытия ареалов у близкородственных видов (симпатрия) у Дарвина возникли в связи с признанием важности биотических отношений в эволюции. Вывод прямо напрашивается из следующих слов Дарвина: «Если один вид имеет какое-либо преимущество перед другим, он в короткое время совсем или отчасти вытеснит его, но если оба одинаково хорошо приспособлены к занятым ими областям, то, вероятно, оба будут сохранять за собой места в течение любого времени» [36:283]. По-видимому, Дарвин полагал, что потребности и привычки у близкородственных видов настолько сходны, что они не могут сосуществовать. Ясно, что степень экологического сходства он измерял таксономической близостью видов. Свою уверенность он подкреплял принципом дивергенции, из которой якобы следует, что сосуществующие виды в таксономическом отношении далеко стоят друг от друга. Но принцип разделения труда, из которого следует идея сосуществования форм за счёт различного использования ресурсов, он просто забыл.

Правда, во времена Дарвина не было убедительного фактического материала для вывода, что мелкие различия между близкородственными видами вполне достаточны для их сосуществования. Теперь известно, что в случае перекрытия ареалов близкородственных видов естественный отбор будет усиливать экологическую дивергенцию, и тем самым симпатрические зоны будут становиться стабильными. По Дарвину, зарождающиеся формы лишь временно будут сосуществовать с родительской формой. Конкуренция ведёт либо к вымиранию более слабой формы, либо к занятию разных мест в экономике природы. Можно сказать, что здесь Дарвин очень близок, по современной терминологии, к экологическому видообразованию, которая довольно широко обсуждается ботаниками.

Почему Дарвин так сильно сопротивлялся в принятии концепции симпатрического видообразования? Дело в том, что скопление близкородственных видов очень часто использовалось в качестве доказательства их одноактного творения. Иначе говоря, во времена Дарвина симпатрия была сильным аргументом в пользу креационизма. И правда состоит в том, что на протяжении всей жизни

Дарвин испытывал трудности в интерпретации проблемы сосуществования близкородственных видов. Он никогда не принимал строго симпатрическую модель видообразования. Но дарвиновский принцип дивергенции легко смешивается с концепцией симпатрического видообразования. Сам Дарвин способствовал смешению, когда он «отжимал» большую рукопись «Естественный отбор» в «Происхождение видов». В «Естественном отборе» раздел «об отсутствии промежуточных форм или звеньев между видами одного рода» расположен в главе, посвященной естественному отбору. В «Происхождении видов» этот раздел оторван от анализа видообразовательной роли естественного отбора и расположен в главе о неполноте геологической летописи. Вписание раздела в новый круг проблем привело к тому, что Дарвин целиком сконцентрировал внимание на морфологической эволюции и трансформации вида во времени. Биогеографический аспект проблемы не случайно целиком выпал. При такой постановке вопроса не было надобности обсуждать вопрос о роли пространственной изоляции в эволюции.

Итак, признав важность биотических отношений в эволюции, Дарвин в полном смысле слова революционизировал свою теорию. Однако «неуспех» Дарвина в решении проблемы симпатрических видов говорит о том, что он не извлек все возможности и следствия из своей концепции борьбы за существование. Если бы Дарвин признал многие случаи симпатрии явлением вторичным, то он сумел бы их интерпретировать при помощи концепций географического или эколого-географического видообразования. Поскольку такого объяснения Дарвин не достиг, то конкурентное исключение близкородственных видов понималось им довольно прямолинейно. Он акцентировал внимание лишь на одном следствии межвидовой конкуренции, а именно вытеснении одного из видов. И тем не менее Дарвин многое сделал. Именно он заложил теоретические основы для последующих работ и чётко наметил плодотворные исследовательские пути и «белые пятна». Вместе с тем он оставил своим последователям большие возможности для творчества. Именно эти проблемы уже в XX веке стали в центре внимания популяционной и эволюционной экологии.

3.9. Неортодоксальный градуализм. Критика теории

Идея о том, что виды могут оставаться стабильными, в течение больших геологических отрезков времени была воспринята Дарвином ещё в 30-е годы. Её формулировка вполне чётко прослеживается в заметках, сделанных Дарвином на полях книги Лайеля «Принципы геологии». Дарвин выявлял причины эволюционной стабильности простейших форм и пришёл к выводу, что эволюционный

застой может быть связан с выбором среды обитания, которая гарантирует выживание виду и более высоким таксономическим группам. Если нет угрозы вымирания, то виды могут и не демонстрировать эволюционные изменения. Идея длительной эволюционной стабильности видов, и, следовательно, неравномерности темпов эволюции вошла в качестве важнейшего компонента в его теорию 40-х гг. Но создаётся впечатление, что в 50-е годы Дарвин как бы специально разрушил все компоненты более ранних теоретических построений, которые не укладываются в схему постепенной или градуальной эволюции. Естественно, встаёт вопрос, почему Дарвин так последовательно защищал градуализм?

В 50-е гг. Дарвин выявил своего главного оппонента (креационизм) и в противовес ему строил всю систему аргументов. «Вся эта книга представляет собой одно длинное доказательство (this whole volume is one long argument)» [12:396]. Поскольку теория Дарвина, прежде всего, была направлена против креационизма, то в центре его внимания была проблема, как сложное может возникнуть из простого. Сложное не может появиться сразу. Должна быть серия ступеней, при помощи которых можно построить адаптации любой сложности. В контексте борьбы против креационизма градуализм явился для Дарвина синонимом эволюции.

Дарвин имел все научные основания следовать принципам градуализма. Как уже отмечалось, градуальная картина эволюции была развита им в более ранних вариантах теории. Однако он не исключал и другие способы эволюционных изменений. В зрелой теории градуализм получил новые эмпирические и теоретические доказательства, которые прямо связаны с эволюцией его взглядов на вариабельность и на роль биотических отношений в происхождении видов. Дарвин опирался на наименее спорные доводы: существование множества вымерших видов и разновидностей усонюгих раков, которые при сопоставлении с ныне живущими видами создают именно градуальную (ступенчатую) картину эволюции. Механизм градуальной эволюции основан на появлении массовых индивидуальных различий, которые являются основным материалом для действия естественного отбора.

Не следует забывать и то, что для многих таксонов отсутствуют палеонтологические данные, поэтому легко поверить в их внезапное возникновение. В этом вопросе Дарвин был чрезвычайно осторожен. Интерес к биогеографии и систематике современных видов привёл его к выводу, о существовании многообразия внутривидовых форм. Именно этот «горизонтальный» подход и был применён для конструирования «вертикальных» филетических связей, что позволило Дарвину сделать неожиданный по тем временам вывод о неполноте или несовершенстве палеонтологической летописи.

И всё же Дарвин не был «чистым» градуалистом [18]. В отличие от классической модели градуализма Ламарка Дарвин стоял на позициях неравномерности темпов эволюции. Многие специалисты настаивают на том, что Дарвин принял формулу Лейбница «Природа не делает скачков» и поэтому он твёрдо стоял на позициях градуализма. К этим словам, действительно, надо подойти внимательно. Фраза Лейбница впервые появилась в «Естественном отборе» в главе 8, когда Дарвин обсуждал трудности в переходах между органами в эволюционной истории. Ему важно было убедить будущих читателей в том, что новые органы чаще всего возникают путём переходной модификации ранее возникших. При этом он вообще не исключал, что процесс может происходить посредством резких скачкообразных наследственных изменений. Однако сальтационный способ возникновения новых органов крайне редок. И тут же он привёл слова Мильн-Эдвардса: природа богата на многообразие, но скупа на нововведения [36:354]. Эти слова вошли в «Происхождение видов». Скорости возникновения разновидностей и видов также могут быть высокими и при этом он не отрицал роль внезапных резких изменений. Но был крайне осторожен.

В 1857 г. была сделана следующая запись: «Внезапная или большая вариация очень редка в природе, но если она будет благоприятной, то, конечно, будет отобрана» [36:216]. Однако в «Происхождении видов» изложена более подробная аргументация против эволюционного значения наследственных сальтационных изменений: в природе они возникают крайне редко, чаще всего бывают стерильными и крайне трудно выявить условия, при которых они будут обладать селективным преимуществом [12]. Главное возражение Дарвина сводилось к тому, что коадаптацию органов и видов никак нельзя объяснить сальтационными изменениями. Вместе с тем он показал, что в условиях одомашневания резкие скачкообразные изменения могут стать родоначальниками новых пород животных и сортов растений.

В главе «О геологической последовательности органических существ» широко использован материал по беспозвоночным и позвоночным животным, который доказывает неравномерность темпов эволюции и эволюционный застой. «Виды, относящиеся к различным родам и классам, претерпели изменения с неодинаковой скоростью и не в одинаковой степени» [12:291]. Дарвин привёл примеры так называемых «живых ископаемых», иллюстрирующих морфологический застой. «Силурийская *Lingula* лишь не многим отличается от ныне живущих видов этого рода, а между тем большая часть других силурийских моллюсков и все ракообразные претерпели значительное изменение» [12:291–292].

Итак, неортодоксальный градуализм Дарвина 50-х гг проявлялся в развитии идеи неравномерности темпов эволюции, эволюцион-

ного стазиса и в признании ограниченной роли сальтаций в эволюции. Ни одного из этих трёх компонентов зрелой теории Дарвина не было в концепции эволюции Ламарка.

После публикации «Происхождения видов» теория Дарвина подверглась массовой критике с сальтационистских позиций, в которой приняли участие и его друзья (Т. Хаксли и Э. Грей). 23 ноября 1859 г. Хаксли послал подробное письмо Дарвину, в котором выразил мысль, что автор замечательной книги о виде создал сам себе совершенно необязательную трудность, так неосторожно одобрив положение «*Natura non Saltum*» [3:120]. Однако Хаксли не отвергал целиком теорию естественного отбора. По его мнению, отбор сальтаций лучше объясняет разрывы между таксонами в палеонтологической летописи, между вымершими и современными видами. Хаксли сразу же принял идею происхождения от общего предка и в то же время высказал сомнение в реальности дивергенции таксонов. Но больше всего его волновал вопрос о невозможности естественным отбором индивидуальных различий и мелких вариаций объяснить разрывы между видами в палеонтологической летописи. Хаксли прямо писал, что эволюция видов осуществляется путём сальтаций (*Natura fecit saltum*). Но, когда крупнейшие учёные мира (Р. Оуэн, Карл Бэр) выступили с резкой критикой теории Дарвина, Хаксли стал главным защитником Дарвина и его последователей и даже называл себя «цепным псом дарвинизма».

В марте 1860 г. Эйс Грей прочитал лекцию в Бостонском научном клубе под названием «Природа не против сальтаций». Автор проявил явный скепсис по отношению к идее о постепенном и кумулирующем действии естественного отбора. С аналогичной критикой выступил крупнейший американский зоолог и палеонтолог Л. Агасиц. Любопытно, что Агасиц повторил старую идею о малом запасе вариаций и индивидуальных различий в природе, и поэтому они не могут составить основу видообразования.

С ростом числа критиков теории естественного отбора Дарвин от издания к изданию всё более усиливал доказательства в пользу эволюционной роли индивидуальных различий и градуализма в целом. И по сей день, широко бытует мнение, что критика шотландского профессора инженерии Ф. Дженкина буквально вызывала у Дарвина кошмарные сны. Доводы Дженкина появились в 1867 г. в которой с точки зрения точных наук была предпринята критика теории естественного отбора. При помощи простых математических расчётов Дженкин показал, что любая слабая вариация в силу «заболачивающего» действия скрещивания будет от поколения к поколению проявляться всё в меньшей степени и в ряду поколений её проявление сведётся к нулю. Или если окраска животного бывает чёрной и белой, то в следующих поколениях будут рождаться

животные с серой окраской в силу слитного характера наследственности, т. е. произойдёт смешение признаков. Естественный отбор не в силах создать, что-либо новое, так как вариации заболачиваются или сливаются в силу теории наследственности (слитная наследственность). Эти доводы частично отводились «новой генетикой» Дарвина с акцентом на роли не отдельных признаков, а на небольших наследственных различиях между особями одной популяции в процессе действия естественного отбора. К сожалению, аргументация Дарвина совершенно не была воспринята современниками, и именно этот момент истины более всего его волновал. Доводы Дженкина совершенно не произвели такое сильное впечатление на Дарвина, что он коренным образом переработал 5-е издание «Происхождения видов». На самом же деле критика Дженкина позволила Дарвину ещё глубже уяснить его собственный аргумент, о котором не раз утверждалось, о важности индивидуальных различий в эволюции, а не отдельных вариаций. Других изменений Дарвин не произвел, хотя бы потому, что ко времени знакомства со статьёй Дженкина он практически закончил подготовку 5-го издания. 22 января 1869 г. Дарвин писал Уоллесу: «Подготовка нового издания «Происхождения [видов]», которое стоило мне много труда и которое, надеюсь, я значительно улучшил в двух или трех важных вопросах, вынудила меня прервать мою повседневную работу. Я всегда считал индивидуальные различия более важными, чем единичные вариации, но теперь я пришел к заключению, что они имеют величайшее значение, и, полагаю, в этом мы с Вами согласны. Доводы Флеминга Дженкина меня убедили в этом» [9:217].¹ В письмах к Уоллесу Дарвин несколько раз поднимал этот вопрос. Но даже Уоллес сомневался в правоте Дарвина, так как никогда не работал в таком ключе как Дарвин-систематик с просмотром огромного количества образцов одного и того же вида. Уоллес так и не принял теорию естественного отбора, материалом для действия которого выступают массовые индивидуальные различия, носящие при этом наследственный характер. Сам же Дарвин буквально «кусал себя» за то, что не провёл чётких различий между естественным отбором индивидуальных различий и отбором, производимым человеком. В процессе искусственного отбора индивидуальная вариация представляет собой основной объект действия отбора и последовательный методический отбор может её закрепить в стаде. Правда, в монографии по domestикации животных и растений термин «вариация» он вынес в заголовок большого двухтомника. Безусловно, Дарвин в рамках теории слитной наследственности искал доводы,

¹ Письмо Дарвина проверено по английскому изданию и исправлена двусмысленность в русском переводе, из которого не ясно, в чём Дарвин убедился в своих доводах или в аргументах Дженкина.

чтобы убедить себя и публику в правоте теории естественного отбора и его концепция индивидуальных различий, весьма удачно «обходила» подводные камни, и все же близка к современному генетико-популяционному мышлению.

Ни одно из возражений научного сообщества не вызвало такой бурной реакции у Дарвина, как публикации Дж. Майварта (Mivart George St, 1827–1900). Дело не в концепции самого Майварта, а скорее в том, что он сумел обобщить все предшествующие возражения и был мастером в доказательстве своей правоты. Майварт опубликовал подряд два резко критических обзора 4-го и 5-го изданий «Происхождения видов». В 1871 г. он издал книгу «Сотворение видов» (Genesis of species), в которой четко изложил свою концепцию представляющую синтез сальтационизма и теологии. Виды эволюируют путём резких сальтационных изменений, которые строго направлены. Эта направленность создаётся некоторыми «внутренними и врождёнными силами». То, что Майварт был не согласен с предложенным Дарвином механизмом эволюции – не самое главное в его книге. Майварт стремился доказать, что его концепция эволюции находится в полном согласии с учением католической церкви. Он писал, что эволюция ограничена только материальным миром. Сознание же является нематериальным, и его происхождение лежит за пределами компетенции эволюционной теории и относится к области исследований теологов.

Именно критика Майварта вынудила Дарвина написать новую главу «Возражения против теории естественного отбора» при подготовке 6-го последнего прижизненного издания. И как всегда защищаясь от критики, он усиливал градуальный (ступенчатый) взгляд на эволюцию. Текст «Происхождения видов» и переписка однозначно свидетельствуют о том, что главным «виновником» в появлении новой главы был Майварт. Так, 16 сентября 1871 г. Дарвин писал Ху-керу: «На каждый из его <Майварта> случаев, как мне кажется, можно ответить вполне удовлетворительным образом...

Вы не можете себе представить, какие пламенные письма Майвар писал мне о своём уважении ко мне с просьбой посетить его и пр. и пр. Однако в *Quarterly review* он выказывает величайшее пренебрежение и враждебность ко мне и с необычайной ловкостью говорит все самое неприятное. Он выставляет меня самой что ни на есть нахальной, гнусной скотиной. Не могу понять его; полагаю, что в корне этого лежит проклятое религиозное ханжество. Конечно, он волен презирать и ненавидеть меня; но зачем было выражать больше, чем дружеские чувства? Это сильно удручает меня» [9:225].

Особо следует сказать о критике теории Дарвина со стороны ведущего эмбриолога мира Карла Бэра (von Baer Karl Ernst, 1792–1876). В целом Бэр занял выжидательную позицию и решился

выступить лишь в 1873 г., после выхода в свет книги Дарвина «Происхождение человека». Критика выдающегося ученого была направлена против идеи о роли случайных вариаций и естественного отбора в эволюции. Эволюция, по Бэру, может управляться лишь внутренними целевыми причинами, а законы природы должны быть жестко направленными. Бэр не просто проводил аналогию между индивидуальным развитием и эволюционным процессом, но по существу отждествлял законы эволюции и эмбриогенеза. Традиция Бэра отождествления онтогенеза и эволюции оказалась очень стойкой в науке и в различных вариантах «оживляется» и по ныне. Интересно, что сам Дарвин широко использовал эмбриологические исследования Бэра, но на критику мирового лидера эмбриологии практически ни как не отреагировал.

В борьбе с сальтационизмом теологического толка Дарвин в 60-е годы совершенствовал градуальный взгляд на эволюционный процесс. Но он вовсе не отказался от более ранних взглядов на неравномерность темпов эволюции и разнообразия её форм. При подготовке новых изданий «Происхождения видов», несмотря на широкую критику градуалистического компонента его теории, Дарвин не убирал тексты из 1-го издания, которые носили еретический характер по сравнению с его мощным градуализмом. Удивительно, но неортодоксальные темы были усилены и изложены ещё более ясно. Даже в 6-м издании он писал: «Но раз они [организмы] достигли данной степени развития, с точки зрения теории естественного отбора совсем нет необходимости, чтобы они продолжали развиваться дальше» [12:308]. В этом же издании он продолжил и усилил тему «живых ископаемых» и добавил к примеру с силурийской *Lingula*: «Foraminifera, по утверждению доктора Карпентера (Carpenter), не прогрессировали в своей организации даже со времени лаврентьевской эпохи, потому что некоторые организмы должны остаться приспособленными к простым условиям жизни, а какие же организмы могут быть лучше к ним приспособлены, чем эти низкоорганизованные Protozoa?» [12:307].

Быть может, наиболее важное дополнение Дарвин внёс в 4-е издание, опубликованное в 1866 г. В 1862 г он читал рукопись Г. Фолкнера об ископаемом слоне, который в течение длительного времени не подвергся эволюционным изменениям. Между Дарвином и Фолкнером сложилась длительная переписка. В одном из писем Фолкнер пересказал статью геолога и палеонтолога Э. Зюсса 1863 г. в которой излагались взгляды на темпы эволюции близкие к сальтационистским. Между 3-м и 4-м изданием Дарвин искал удобную для себя формулировку быстрого видообразования с целью объяснения в ряде случаев отсутствия переходных форм в ископаемой летописи. Эта формулировка сохранилась в 6-м издании и звучит так: «Многие виды после своего образования не подвергаются

ся дальнейшему изменению, но вымирают, не оставляя после себя модифицированных потомков; и периоды, в течение которых виды модифицируются, хотя очень длинные, если их измерять годами, вероятно были очень коротки по сравнению с периодами, в течение которых виды сохраняли одну и ту же форму» [12:400].

Формулировка Дарвина чрезвычайно ёмка по содержанию. В натуралистической манере он решал вопрос о чередовании коротких периодов быстрой эволюции с длительными периодами стабильности видов в масштабах геологического времени.

Неортодоксальный градуализм Дарвин получил глубокое развитие в современном дарвинизме. Крупнейший американский палеонтолог Джордж Симпсон первым из палеонтологов широко использовал статистические методы для интерпретации ископаемой летописи, акцентируя внимание на темпах эволюции. Он показал, что квантовая или взрывная эволюция может совершаться в короткий период возникновения новых типов и классов. Последующая же эволюция группы в новой адаптивной зоне, как правило, протекает более медленно и носит адаптивный характер. Вполне вероятно. Что некоторые виды остаются постоянными в течение 10–100 млн лет [23]. Сторонники концепции прерывистого равновесия Дж. Гулд и Е. Олдридж утверждают, что для многих групп ископаемая летопись хорошо изучена, что большие разрывы между таксонами нельзя объяснить лишь ещё не обнаруженными переходными популяциями и видами, которые в будущем заполнят пробелы. Это утверждение совершенно верно. Но современная эволюционная теория в духе Дарвина утверждает, что разрывы между таксонами, могут происходить в силу специфических онтогенетических механизмов макроразвития. Многие животные и растения в своей истории «использовали» неотение или педоморфоз, которые ведут к сбрасыванию дефинитивных структур, и размножение может происходить, например, на личиночной стадии развития. Хорошим примером служит аксолотль – свободноживущая и размножающаяся личинка земноводных. Сохранение ювенильных черт во взрослом состоянии создает новые и подчас непредсказуемые направления эволюции. При таком способе эволюции ни о каких-либо переходных формах не может быть и речи, т. е. эволюция откровенно демонстрирует прерывистость таксонов. Большие пробелы в геологической летописи перестали быть совершенно неразрешимой научной проблемой, так как, во многих случаях, хорошо объясняются ролью неотения и более широко гетерохроний в большой эволюции (Дж. Хаксли, Г. де Бир, А. Тахтаджян). Так, например, Тахтаджян убедительно показал, что все травянистые растения произошли путём ярусной неотения от древесных растений, что и создало в палеонтологической летописи большие разрывы между таксонами.

Упомянутые классики эволюционизма создали хороший базис для развития современных исследований включая и генетико-молекулярные подходы, что и привело к развитию Evo-Devo или эволюционной биологии развития. И самые трудные проблемы, которые стояли перед Дарвином, сейчас переведены в русло нормальных широких исследований на экспериментальном уровне с многообразием методов исследования, включая и классические (например, морфология в широком смысле слова) и с изучением различных уровней организации живого. Кроме того, палеонтология в наши дни получила столь быстрое развитие, что многие «белые пятна» в геологической летописи заполняются явно переходными формами. Особенно большие открытия относительно возникновения первых многоклеточных билатеральных организмов произошли в Китае. Китайские учёные в содружестве с американскими, показали, что многоклеточные билатеральные организмы прошли большую и быструю эволюцию в период 600–555 млн лет назад, иначе говоря, до Кэмприйского взрыва (525 млн лет назад), как это до последнего времени широко было принято. Труднейшая проблема эволюционной теории и палеонтологии автоматически отпала. И здесь уместно напомнить слова Дарвина о несовершенстве геологической летописи и будущее в этой исследовательской области, по его мнению, постоянно будет открывать всё новые и новые явления, совершенствуя саму эволюционную историю.

После 1844 г эволюционная теория Дарвина подверглась длительному и глубокому развитию, прежде чем приобрела форму, известную нам по «Происхождению видов». Но все это не было какой-то самоцелью. Он строил более удовлетворительную теорию потому, что искал наилучшие способы объяснения многочисленных фактов из самых различных разделов естественной истории, которые он собирал на протяжении всей жизни, или стремился объяснить наиболее важные явления, изученные современниками. Теоретическая активность Дарвина охватывала такие области, как наследственность и изменчивость, географическое распространение видов, эмбриологию, морфологию, геологию, палеонтологию и систематику. В итоге одним учёным был создан гигантский эволюционный синтез, который не превзойдён и по сей день. В дальнейшем, как бы исследователи себя не называли, но шёл процесс фрагментации и специализации в разной степени в области изучения эволюционного процесса.

3.10. Заключение и итоги: развитие теории Дарвина как проблема методологии науки

Луи Пастер любил повторять, что лишь «подготовленный» ум делает открытия. Но до сих пор мало известно о том, что же подготавливает ум и как долго длится этот процесс. Теория Дарвина подготавливалась более 20 лет, прежде чем была опубликована. Естественно, что столь длительная подготовка теории должна была сопровождаться сменой взглядов учёного, ростом и эволюцией самой мысли. В этом сложном творческом процессе были периоды быстрых изменений (1837–1839; 1842–1844; 1856–1859). Поэтому целесообразно выделить три крупных этапа в творчестве Дарвина и, следовательно, в концентрированном виде, повторить некоторые положения.

Первый период [(1836) 1837–1839 гг.] можно назвать зарождением теории. Он исключительно интересен в двух отношениях. Во-первых, в это время Дарвин перешёл от креационизма к эволюционизму. Во-вторых, он разработал несколько моделей эволюции. Хотя в творческом процессе, как всегда, многое остается тайной, современный анализ позволил избавиться от многих предубеждений, которые долго окружали его творчество. Более глубокое понимание вопроса достигнуто благодаря анализу научных контактов Дарвина с ведущими специалистами в области естественной истории и философии науки. Иначе говоря, эволюционизм Дарвина становился в период его активной деятельности как члена научного сообщества, и в этом отношении четко проявилось влияние социальных факторов на научный процесс.

Возникновение эволюционной идеи в мышлении Дарвина автоматически не привело к зарождению теории естественного отбора, как это широко вошло в научную и учебную литературу. В первом варианте эволюционизм Дарвина оформился в виде доктрины о внезапном, скачкообразном возникновении видов и мало чем отличался от идей предшественников, которые стояли на позициях креационизма. В этих рамках он воспринял широко принятую идею о совершенной адаптации, что также фактически было креационизмом. Именно по этим позициям наиболее ярко прослеживается влияние естественной теологии на трансформизм.

В июле 1837 г Дарвин приступил к созданию новой модели эволюции, которую он назвал «теорией адаптации посредством генерации (воспроизведения)». В основе теории лежал постулат, что в процессе воспроизведения организмов возникают вариации в ответ на перемены во внешних условиях. Вариации носят совершенно адаптивный характер и поддерживают Гармонию Природы. Новая модель эволюции носила ступенчатый, градуалистический характер. Уже в это время он начал понимать, что скачкообразный взгляд на

эволюцию близок к креационизму и направил свой поиск, в сторону выявления научных аргументов, опровергающих универсальный сальтационизм, который был оплотом теологии в самых различных ее вариантах и проявлениях. Этот поиск осуществлялся в направлении выявления сходства и различий между эволюцией в дикой природе и в условиях одомашнивания.

Возникновение идеи естественного отбора в сентябре 1838 г не привело к элиминации теологических компонентов теории. Напротив, Дарвин полагал, что естественный отбор есть лучшее объяснение природы, созданной по законам Божественного совершенства. Но, пожалуй, самое удивительное в возникновении идеи естественного отбора состоит в том, что она основана на компонентах, которые были давно известны, но не было сделано попыток соединить их вместе. Только учёный с широким интересом и кругозором использует понятия, факты, идеи и метафоры из многих областей и резко меняет общепринятые научные нормы. При этом весь этот арсенал в течение годов и десятилетий может находиться в пассивном состоянии, пока не наступит период создания новой теории. В студенческие годы Дарвина идея экспоненциального роста популяций была чрезвычайно популярна в Великобритании. И, конечно, он был хорошо знаком с популяционно-демографическими проблемами, так как они составляли неотъемлемую часть британского стиля теоретизирования в области глобального взгляда на мир. В Великобритании глобальная проблематика была консолидирована в выражении проблемы человечества (*problems of mankind*). Но лишь в сентябре 1838 г он быстро использовал этот корпус идей при открытии естественного отбора. Иначе говоря, его «подготовленный ум» держал это знание в резерве. Возникает большая проблема об отношении разных областей познания друг к другу при создании фундаментальных теорий.

Второй этап (40-е гг.) характеризуется первым изложением идеи эволюции в виде законченной концепции. Теория Дарвина включала ряд ключевых положений, определивших всю структуру теории: о существовании в природе малого запаса внутривидовой вариабельности или изменчивости; ведущая роль абиотических факторов в эволюции по сравнению с биотическими отношениями; в эволюционном процессе адаптации организмов достигают высшего совершенства и далее не могут совершенствоваться; многообразие видов в природе строго лимитировано числом мест в эконии природы, а само число определяется теми же абиотическими факторами (температура, влажность, тип почвы). В итоге Дарвин создал своеобразную модель эволюции, согласно которой периоды эволюционных изменений сменяются длительными периодами эволюционной стабильности видов. Эта теория очень близка к современной модели прерывистого равновесия или пунктуализма, которая

рассматривается в данном курсе. Дарвин не был ортодоксальным градуалистом. Он нашёл научные аргументы в пользу сальтационного видообразования и при этом не противопоставлял теорию естественного отбора представлениям о возможности резкого и внезапного возникновения видов. Такое противопоставление – характерная черта развития теории эволюции после Дарвина. Дарвин выявил благоприятные условия для выживания и размножения «спортов» в природе; сальтации могут закрепиться под воздействием естественного отбора в малых изолированных популяциях, обитающих на вулканических островах с обеднённым видовым составом. Эта линия рассуждений Дарвина «выжила» и закрепилась в современной теории видообразования на основе так называемого принципа основателя. И в данном вопросе существует тесная преемственность между историческими и теоретическими разделами курса.

Труднее всего анализировать вопрос об адаптации. В теории Дарвина данного периода присутствовала идея борьбы за существование, на межвидовом уровне её понимание не отличалось от интерпретаций, принятых в господствующих концепциях естественной теологии и экономии природы. Межвидовая борьба как бы не участвует в создании новых видов. Её результат – сохранение видов, обладающих совершенными адаптациями к абиотической и биотической среде. Из этого можно заключить, что принятие идеи борьбы за существование еще не разрушает теологическое видение мира. Требуется популяционно-селекционистская интерпретация межвидовых отношений. Вместе с тем сохранение теологического языка в научной теории (например, совершенная адаптация) еще не доказывает, что Дарвин целиком был привержен телеологии. Быть может, дарвиновскую идею совершенной адаптации лучше назвать концепцией лимитной адаптации, так как он все же стремился дать естествонаучное объяснение происхождения адаптаций. Однако такая однозначная материалистическая интерпретация проблемы адаптации осложняется тем, что Дарвин полагал, что совершенная адаптация управляет процессом возникновения вариаций: если вид в совершенстве адаптирован к среде, то вариации не возникают. Такую обратную связь от совершенной адаптации к вариации вряд ли можно объяснить материалистически. Её просто не должно существовать.

Как это ни парадоксально, но теоретическая связка в виде совершенная адаптация – вариация свидетельствует о преемственности идей от ранних рассуждений Дарвина об эволюции до создания теории естественного отбора. И хотя в различных моделях эволюции механизмы отличались друг от друга, во всех случаях результат был один и тот же, а именно создание новых совершенно адаптированных форм. Таким образом, исходные «лимитные» постулаты Дарвина целиком определили облик его теории 40-х гг.

«Зрелая» теория Ч. Дарвина (50-е годы) включила в себя ряд кардинальных новшеств. На основе обширных сравнительно-эмбриологических исследований по усоногим ракам и обобщения огромного литературного материала он построил «новую генетику», суть которой состоит в том, что в природе существует огромный запас варибельности и естественный отбор имеет в своем распоряжении неограниченный материал для работы. Основным материалом для действия естественного отбора служит массовая изменчивость, выраженная в индивидуальных различиях. Он пришёл к выводу о более важной роли биотических отношений в эволюции по сравнению с абиотическими факторами. В итоге эволюционный процесс стал пониматься как независимый от геолого-географических изменений. Динамичность биотических отношений постоянно создаёт новые эволюционные ситуации и тем самым открываются безграничные возможности для совершенствования адаптаций.

Новые эколого-эволюционные взгляды Дарвина зафиксированы в популяционной концепции борьбы за существование, появление которой привело к избавлению от идеи совершенной адаптации и к развитию принципиально новой концепции относительной адаптации. Разрушение димитной модели эволюции позволило создать теоретический и эмпирический базис для развития принципа дивергенции, что позволило прямо приложить теорию естественного отбора к объяснению происхождения надвидовых таксонов. Теория естественного отбора стала научной основой не только для объяснения происхождения адаптаций, но и для понимания причин филогенеза и эволюционного прогресса. Именно принцип дивергенции вместе с теорией естественного отбора представляет собой научный базис в отторжении Дарвином большинства естественно-теологических представлений, которые он разделял вместе с современниками. Теория эволюции начала развиваться как строго научная теория без всяких внешних, неестественных допущений и для объяснения природных процессов абсолютно не нужны были какие-либо интервенции извне.

Принцип дивергенции позволил преобразовать «пунктуализм» Дарвина в более широкий взгляд на эволюционный процесс, который включал элементы градуализма, эволюционного застоя и быстрого видообразования. Большие объяснительные возможности принципа дивергенции позволили ему составить теоретическую основу эволюционной систематики. Идея о дивергентном характере эволюции сделала более разнообразными взгляды Дарвина на видообразование. Он все настойчивее высказывал мысль о множестве путей видообразования у разных групп животных и растений. Представления о нескольких путях видообразования родились у Дарвина ещё и потому, что он одновременно держал в уме ситуации, которые складываются на островах и на материке.

Исторический анализ теории Дарвина неизбежно порождает новые методологические проблемы науки, которые должны стать предметом специального исследования. Дело в том, что во все издания своего труда Дарвин вносил дополнения и поправки, т. е. налицо эволюция текста. Однако эти изменения вряд ли могут быть сравнимы с теми кардинальными изменениями, которые претерпела теория до публикации. Таким образом, онтогенез теории свидетельствует о том, что «эмбриональные» изменения приводят к более резким и более драматическим результатам, чем изменения, имеющие место в «постэмбриональном» развитии. Разумеется, совершенствование теории всегда происходит в результате сложного взаимодействия научных и вненаучных факторов. Но при сопоставлении теории до и после публикации становится очевидным, что теория более радикально меняется в результате внутреннего диалога учёного, чем в результате его реакции на критическую деятельность научного сообщества. Последняя скорее всего ведёт к поиску защитных аргументов и некоторому смещению акцентов на основе интеллектуальных ресурсов, которые уже содержатся в теории.

Список литературы

1. Гайсинович А. Е. Зарождение и развитие генетики / А. Е. Гайсинович. – М.: Наука, 1988. – 422 с.
2. Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции / Я. М. Галл – Л.: Наука, 1976. – 156 с.
3. Галл Я. М. Становление эволюционной теории Чарльза Дарвина / Я. М. Галл. – СПб.: Наука, 1993. – 139 с.
4. Галл Я. М. Гаузе Г. Ф. Эколог и эволюционист / Я. М. Галл. – СПб.: Альманах, 1997 – 160 с
5. Галл Я. М. Джулиан Коррелл Хаксли. 1887–1975 / Я. М. Галл. – СПб.: Наука, 2004. – 293 с
6. Гиляров А. М. Становление эволюционного подхода как объяснительного начала в экологии / А. М. Гиляров // Журн. общ. биологии. – 2003. – Т 64. – № 1 – С. 3–22.
7. Дарвин Ч. Очерк 1842 г / Ч. Дарвин // Собр. соч., в 9 т. – М. – Л. 1939 – Т 3. – С. 81–111.
8. Дарвин Ч. Очерк 1844 г / Ч. Дарвин // Собр. соч., в 9 т. – М. – Л. 1939. – Т 3. – С. 116–230.
9. Дарвин Ч. Избранные письма / Ч. Дарвин. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1950. – 375 с.
10. Дарвин Ч. Записная книжка о трансмутации видов / Ч. Дарвин // Собр. соч., в 9 т. – М. – Л., 1959. – Т 9 – С. 90–127
11. Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера: Автобиография / Ч. Дарвин // Собр. соч., в 9 т. – М. – Л., 1959 – Т 9. – С. 166–242.
12. Дарвин Ч. Происхождение видов путём естественного отбора или сохранения благоприятных рас в борьбе за жизнь / Ч. Дарвин; пер. 6-го изд. (Лондон, 1872) / под ред. А. Л. Тахтаджяна; науч. ред. Я. М. Галл, Я. И. Старобогатов, А. Л. Тахтаджян. – СПб.: Наука, 2001 – 568 с.
13. Догель В. А. Зоология беспозвоночных / В. А. Догель. – М.: Высшая школа, 1981. – 606 с.
14. Иванова-Казас О. М., Кричинская Е. Б. Курс сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных / О. М. Иванова-Казас, Е. Б. Кричинская. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. – 350 с.
15. Канаев И. И. Жорж Кювье: 1769–1832 / И. И. Канаев. – Л.: Наука, 1976. – 212 с.
16. Кафанов А. И. Чарльз Лайель и становление исторической биогеографии // Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О. Г. Кусякина / под ред. А. И. Кафанова. – Владивосток: Дальнаука, 2004. – С. 8–48.
17. Кафанов А. И. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии / А. И. Кафанов. – Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2005. – 206 с.
18. Колчинский Э. И. Некоторые итоги дискуссий о градуализме Ч. Дарвина // Эволюционная биология: история и теория / под ред. Э. И. Колчинского. – СПб., 1999. – С. 28–36.
19. Лэк Д. Вьюрки Дарвина. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1949.
20. Ляйэлль [Лайель] Ч. Основные начала геологии или новейшие изменения Земли и её обитателей / пер. с послед. англ. изд. А. Мина. – М.: А. И. Глазунов, 1866. – Т 2. – 462 с.
21. Майр Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1968. – 597 с.

22. Рубайлова Н. Г. Формирование и развитие теории естественного отбора / Н. Г. Рубайлова – М.: Наука, 1981 – 197 с.
23. Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции / Дж. Симпсон. – М.: Гос. изд-во иностр. лит-ры, 1948. – 358 с.
24. Татаринов Л. П. Современные тенденции в развитии филогенетических исследований // Вестн. РАН / Л. П. Татаринов – 2004. – Т. 74 – № 6. – С. 515–523
25. Тахтаджян А. Система магнолиофитов / А. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1987 – 439 с.
26. Яблоков А. В. Зарождение теории естественного отбора в Записных книжках Ч. Дарвина / Дарвин Ч. под ред. А. Л. Тахтаджяна, науч. ред. Я. М. Галла, Я. И. Старобогатова, А. Л. Тахтаджяна // Происхождение видов путём естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь / пер. с 6-го изд. – Лондон, 1872; – СПб.: Наука, 1991 – С. 448–456.
27. Beer de G. The Wilkins lecture: The origin of Darwin's ideas on evolution and natural selection // Proc. Roy. Soc. – London, 1962 – V. 155. – N 96.
28. Ghiselin M. The triumph of the Darwinian method. Berkeley; Los Angeles: California Univ. Press. 1969. – 287 p. Reprinted: Mineola, N. Y.: Dover publishing house, 2003. With a new preface: p. VII – XII. – P. 321–338.
29. Gould S., Eldredge N. Darwin's gradualism // Syst. Zool. – 1983. – V. 32. – N 4. – P. 444–445.
30. Darwin Ch. A monograph of sub-class Cirripedia. With figure of all species. The Balanidae. – London: The Ray society, 1854. – 684 p.
31. Darwin's notebooks on transmutation of species: pt. I / ed. G. de Beer // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. – 1960a. – V. 2. – N 2. – P. 42–73.
32. Darwin's notebooks on transmutation of species: pt. II / ed. G. de Beer // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. – 1960b. – V. 2. – N 3. – P. 77–117.
33. Darwin's notebooks on transmutation of species: pt. III / ed. G. de Beer // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. – 1960c. – V. 2. – N 4. – P. 118–150.
34. Darwin's notebooks on transmutation of species: pt. IV / ed. G. de Beer // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. – 1960d. – V. 2. – N 5. – P. 153–183.
35. Darwin's notebooks on transmutation of species: pt. V // Pages excised by Darwin / ed. G. de Beer, M.J. Rowlands, B.M. Sepkovsky // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. – 1967 – V. 3. – N 5. – P. 129–176.
36. Darwin Ch. Natural selection: Written from 1856 to 1858 / ed. R. Stauffer. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1975. – 867 p.
37. Darwin's the Red notebook / ed. S. Herbert // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Hist. Ser. – 1980. – V. 7 – P. 31–164.
38. Mayr E. One long argument. Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought / E. Mayr. – London: Penguin books, 1991. – 195 p.
39. Ospovat D. The development of Darwin's theory / D. Ospovat. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1981. – 301 p.
40. Owen R. The Hunterian Lectures in comparative anatomy / R. Owen. – Chicago, 1837 (reprinted 1992).
41. Paley W. Natural theology; or evidences of the existence and attributes of the Deity, collected from appearances of nature / W. Paley – London: Baynes, 1802. – 896 p.
42. Schweber S. The wide British context in Darwin's theorizing // The Darwinian heritage / S. Schweber – Princeton: Princeton Univ. Press, 1985 – P. 35–70.

Научное издание

Яков Михайлович Галл

Формирование эволюционной теории Чарльза Дарвина

Монография

Редактор *А. А. Титова*
Технический редактор *Е. Ю. Березина*
Оригинал-макет *Е. Ю. Березиной*

Подписано в печать 18.09.2007 Формат 60х84 1/16.
Бумага офсетная. Гарнитура Arial. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 5,5. Тираж 300 экз. Заказ № 58

Ленинградский государственный университет
имени А. С. Пушкина
196605, Санкт-Петербург, Петербургское шоссе, 10

РТП ЛГУ 197136, Санкт-Петербург, Чкаловский пр. 25а