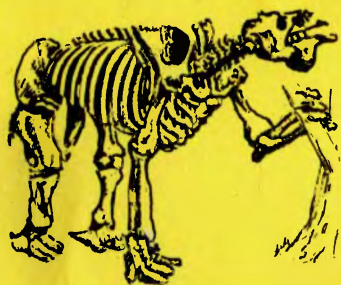




Я. М. Галл

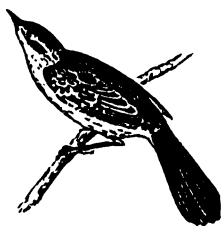
СТАНОВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ ЧАРЛЗА ДАРВИНА



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ФИЛИАЛ

Я. М. Галл

СТАНОВЛЕНИЕ
ЭВОЛЮЦИОННОЙ
ТЕОРИИ
ЧАРЛЗА
ДАРВИНА



Санкт-Петербург
„Наука”
1993

Галл Я. М. Становление эволюционной теории Чарлза Дарвина. СПб. Наука, 1993. – 141 с.

В книге поставлена задача выявить основные тенденции и закономерности в развитии эволюционных воззрений Ч. Дарвина от зарождения идей (1837–1839 гг.) до публикации „Происхождения видов” (1859 г.). Анализ большого, недавно опубликованного материала из научного архива Дарвина позволил прийти к выводу, что становление и развитие эволюционизма Дарвина распадается на три крупных этапа, для которых характерна смена взглядов гениального натуралиста по коренным проблемам эволюции (изменчивость, борьба за существование, естественный отбор, происхождение адаптации, видов и надвидовых таксонов). Много внимания уделено выявлению влияния научного сообщества на формирование взглядов Дарвина.

Рецензенты: Н. В. ГЛОТОВ, Д. В. ЛЕБЕДЕВ

Издание осуществлено при финансовой поддержке
Ассоциации ученых „Будущее Санкт-Петербурга”

ВВЕДЕНИЕ

Самое важное в современной методологии историко-научных исследований, пожалуй, состоит во взгляде на творчество ученого или на становление нового знания как на процесс, близкий по аналогии с органической эволюцией. В этой связи документы напоминают ископаемую летопись. Разрывы между документами могут приводить к неадекватным оценкам и тем самым создавать незволюционные модели по истории науки.

Творчество Чарлза Дарвина документировано многочисленными и разнообразными источниками, многие из которых опубликованы. Это создает благоприятные условия для работы в области Дарвиновой историографии. Сейчас разработаны новые методы анализа архивных материалов, усовершенствованы способы хронологизации источников, введены в научный оборот многочисленные тексты.

Небывалый интерес к творчеству Дарвина не случаен и потому, что нити, связывающие его концепцию с современной эволюционной теорией, не только не ослабевают, но все более укрепляются. Творческий образ Дарвина меняется в исторической перспективе. Это связано с несколькими причинами: развитием общей методологии историко-научных исследований; открытием новых архивных источников; развитием самой эволюционной биологии.

В этой книге обсуждается развитие теории Дарвина от зарождения первой модели эволюции в 1837 г. до публикации в 1859 г. „Происхождения видов”. При этом старые проблемы предстают перед современниками новыми своими гранями, которые были закрыты для историков науки еще лет 10–15 тому назад. Так, хорошо известно, что Дарвин написал в 1844 г. большой очерк о происхождении видов, однако не стал его публиковать. Историки, естественно, задают вопрос: почему Дарвин не опубликовал работу 1844 г.? Почему он 8 лет (1846–1854 гг.) занимался систематикой и морфологией усоногих раков? По-видимому, на этот вопрос трудно, если не невозможно, дать окончательный ответ. Но вопрос можно перефразировать. Как на теории Дарвина сказался тот факт, что в 1844 г. она

не была опубликована? Такая постановка вопроса стимулирует мысль историка науки и создает предпосылку для планомерной исследовательской работы.

Очень долго бытовало мнение, что уже к концу 1838 г. Дарвин обладал теорией, которая в законченном виде была изложена в 1844 г. Эта теория была близка по содержанию к „Происхождению видов”. В действительности по всем основным проблемам теория Дарвина до и после 1844 г. претерпела глубокие изменения. В трансформации теории прослеживается разнообразная сеть отношений между творческой активностью Дарвина и идеями современников. По сути дела в 50-е гг. Дарвин увидел по-новому весь эволюционный процесс. Главные преобразования теории были связаны с устранением теологических допущений, которые присутствовали во всех ранних вариантах. Речь прежде всего идет об отказе от идеи совершенной адаптации. До середины 50-х гг. Дарвин смотрел на мир, как все ученые, теологи, политэкономисты Британии. Они разделяли идею, что адаптация организмов к среде — совершенная и в живой и неживой природе господствует Гармония, а законы природы созданы Богом, чтобы достигнуть целей Творца. В течение многих лет и Дарвин верил в Гармонию и в совершенство.

В то же время Дарвин был профессиональным натуралистом. Он читал самую разнообразную литературу, и это чтение способствовало развитию теории. Многие крупнейшие теоретики естественной истории (К. Бэр, Г. Мильн-Эдвардс, Р. Оуэн, Л. Агасиц) и не подозревали, что именно они влияли на развитие эволюционной теории Дарвина. И это вовсе не связано с их отношением к теории Дарвина после 1859 г. Возможно, в недалеком будущем появится более полное исследование, в котором эти различные контексты теории Дарвина предстанут в сбалансированном и целостном виде.

В работе такого типа должна присутствовать емкая историографическая часть. Однако мы отказались от ее написания по двум соображениям. Во-первых, при анализе таких фундаментальных проблем, как адаптация, естественный отбор и дивергенция, в соответствующих разделах дается довольно подробная историография. Во-вторых, Дарвинова историография превратилась сейчас в мощную исследовательскую индустрию, и поэтому любая историография будет неполной. Есть смысл указать лишь на обзоры историко-научной, или так называемой вторичной, литературы, которые с большим пониманием отражают положение дел (Greene, 1975; Churchill, 1982; Oldroyd, 1984, 1986; Lenoir, 1987).

Мне приятно поблагодарить студентов биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского университета, которые в течение нескольких лет слушали мой курс лекций по теории эволюции. В результате диалога со студенческой аудиторией я, кажется, стал лучше понимать многие положения, которые вошли в первона-

чальный вариант рукописи. Ценные замечания высказали также Л. Я. Боркин, А. Б. Георгиевский, Н. В. Глотов, Д. В. Лебедев, Л. З. Кайданов. Совместная работа с А. Л. Тахтаджяном над новым изданием „Происхождения видов” также оказала заметное влияние на результаты исследования. Мой друг Дэн Тодес (D. Todes, The Jons Hopkins university, Institute of the history of medicine, Baltimore) очень внимательно и доброжелательно прочел рукопись и сделал много полезных замечаний. Благодаря Дэну я получил уникальную возможность в течение года обсуждать с представителем англо-американской культуры социальные аспекты истории науки. Л. Г. Строгонова и Л. П. Карышева со свойственной им аккуратностью в работе подготовили рукопись к печати.

Глава I

ЗАРОЖДЕНИЕ ТЕОРИИ

Вокруг революционных научных открытий современники и последующие поколения часто создают мифы и легенды. Ученый, совершивший революцию в науке, помимо его воли и желания становится интеллектуальным героем, наделенным необычными качествами. Гений представляется как личность со сверхъестественной способностью узреть природу глазами, свободными от теоретического, философского наследия, а также от культуры в целом. Такой романтический взгляд на природу научного творчества в конечном итоге становится источником чисто эмпирического видения научного открытия, при котором зоркость гениального наблюдателя якобы непосредственно ведет к открытию законов природы. Игнорируется и социальный характер науки: научные достижения представляются не итогом коллективной деятельности, а плодом работы ученого-отшельника, находящегося вне научного сообщества. Разумеется, в творческом процессе отдельные ученые достигают впечатляющих результатов, но вряд ли даже психологи могут объяснить, почему и как это происходит. Совершенно очевидно, что через много лет чрезвычайно трудно разобраться, как и в каких условиях возникла та или иная научная догадка, было ли это внезапное озарение или открытие подготовлено суммой научных знаний, крупицы которых уже были собраны, а гений сумел, возвысившись над частностями, объединить общее и характерное и стать открывателем великой идеи, закона, учения.

Более 130 лет отделяют нас от выхода в свет книги Ч. Дарвина „Происхождение видов“, и до сих пор историки науки пытаются понять, как зарождалась теория естественного отбора. Имеющиеся факты сделали Дарвина творцом, или творец подбирал факты?

Чтобы ответить на эти вопросы, нужно отделить реальность от домыслов и легенд. В этом и состоит одна из важнейших задач истории науки.

Когда и как Дарвин стал эволюционистом? Когда он открыл естественный отбор? Эти темы были источником разнообразных версий в течение многих лет. Однако сейчас можно дать более точное и детальное объяснение природе дарвиновского открытия, вскрыть тот сложный и противоречивый путь, который был им пройден.

Попробуем проследить этот путь по документам. Попытаемся вначале более подробно разобраться в зарождении эволюционной концепции Дарвина, в созданных им первых моделях эволюции и, наконец, в первых шагах к созданию теории естественного отбора. Начнем с наиболее известных версий на этот счет.

От креационизма к эволюционизму

Широко распространена версия, что Дарвин стал эволюционистом во время кругосветного путешествия на корабле „Бигль” (1831–1836 гг.). Особенно важным считалось открытие им гигантских ископаемых млекопитающих из раннечетвертичных отложений Патагонии, а также его пребывание в течение пяти недель в 1835 г. на Галапагосском архипелаге, этой своеобразной природной лаборатории эволюции. Морфологическая дифференциация гигантских наземных черепах и в особенности вьюрков якобы вызвали у Дарвина шок, и на островах, а быть может, еще и раньше он внезапно превратился в эволюциониста¹ (de Beer, 1962, p. 323; 1963, p. 8). Возвратившись в Англию, он начал собирать разнообразные факты, включая и данные об образовании сортов и пород в условиях domestikации. Преимущественно индуктивным путем Дарвин приступил к созданию теории. Затем в конце сентября 1838 г., по его словам, „ради развлечения прочитал книгу Мальтуса...”. Это сразу привело к тому, что „я обладал теорией, при помощи которой можно было работать...” (Дарвин, 1959в, с. 228).

Конечно, в таком или близком к нему объяснении содержатся элементы истины. Однако сейчас, более чем когда-либо, видны и многие недостатки, неточности, вкравшиеся в традиционное объяснение научного открытия. Дарвин выглядит как интеллектуально изолированный путешественник, некий герой-одиночка, отказавшийся от предубеждений английского общества и сумевший увидеть при-

¹ Фрэнсис Дарвин (сын Чарльза Дарвина) одним из первых создал версию, что эволюционные идеи зародились у Дарвина в 1832 г., когда он открыл гигантских ископаемых Южной Америки. Далее, после посещения Дарвином Галапагосского архипелага наметился быстрый рост эволюционных идей (Darwin, 1958, p. 25). Точка зрения Ф. Дарвина была поддержана Г. де Биром (de Beer, 1963, p. 8).

Вместе с тем шесть лет спустя после смерти Дарвина Томас Хаксли опубликовал некролог, в котором изложил более „сбалансированную” версию о становлении эволюционизма Дарвина (Huxley, 1888). По Хаксли, во время путешествия на „Бигле” Дарвин собрал важные факты и приложил их к принципу униформизма, развитого Лайелем применительно к геологическим явлениям. Дарвин был поражен вымершими гигантскими млекопитающими Южной Америки и характером распространения птиц и черепах на Галапагосе. Однако до 1837 г. Дарвин еще не сформулировал эволюционные идеи. Лишь возвратившись в Англию, он переосмыслил материалы, содержащиеся в его коллекции. Так обозначились две школы исследователей творчества Дарвина, которые существуют и по сей день.

роду такой, какова она есть. Романтика путешествия, одиночество, эмпиризм (увидел – открыл), внезапность открытия и быстрая смена взглядов – особенность многих трудов о творчестве Дарвина. Изучение записных книжек, писем, рукописей, анализ читательских интересов Дарвина периода 1837–1839 гг., характера общения с ведущими специалистами – все это позволяет показать более сложный и более интересный творческий путь, приведший к открытию эволюции, а затем и естественного отбора.

Оказывается, нет убедительных доказательств превращения Дарвина в эволюциониста во время путешествия. Более того, имеются прямые и косвенные данные о том, что в рассматриваемый период Дарвин еще оставался креационистом. Среди 130 томов архива Дарвина, которые хранятся в библиотеке Кембриджского университета, есть небольшая рукопись „Геологические заметки“, написанная в 1835 г. Рукопись хорошо отражает теоретические взгляды гениального натуралиста в период путешествия (Kohn, 1980). Из заметок видно прямое влияние „Принципов геологии“ Лайеля, книги, которую Дарвин тщательно изучил.

Лайелевская геология утверждала, что баланс между сушей и морем поддерживается путем градуальных изменений, проявляющихся в поднятии и опускании материков. Градуальные изменения не носят прогрессивный характер, скорее имеют место изменения циклического характера. Биологические воззрения Лайеля сформировались еще в молодости, когда он занимался энтомологией, путешествовал по Европе и Северной Америке, составляя списки флор и фаун этих регионов. Синтез геологических и биологических исследований позволил Лайелю стать первоклассным натуралистом и теоретиком геологии и биологии. Но Лайель, как и его современники, еще не отчленил проблемы науки от проблем теологии. Это наиболее ярко проявилось в концепции экономии природы, которая включала в себя естественно-теологический подход к биологии. Идеи об „экономии природы“ и „политики природы“ наиболее ярко были сформулированы в трудах К. Линнея, У. Пейли и Ч. Лайеля. В диссертации 1749 г., названной „Экономия природы“, Линней писал, что каждый вид приспособлен к среде обитания, для того чтобы в природе царил общий порядок. Место вида в экономии природы определяется совокупностью климатических факторов, поэтому существующие виды идеально приспособлены к среде обитания.

Идеи Линнея оказали влияние на развитие естественной теологии и естественной истории в Великобритании. Так, например, У. Пейли (Paley, 1802) писал о полной экономии, царящей в природе, которая создается 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“ (р. 288). Сравнивая деятельность организма с мануфактурой, Пейли проецировал сравнение и на отношение организмов к пище, хищникам или к паразитам. Наличие сложных пище-

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

Лайель не просто одобрял классическую концепцию экономии природы, но видел в ней решающий источник аргументов, направленных против эволюционизма. Он исходил из того, что число мест в экономике природы является строго лимитированным. Он определял место видов в экономике природы как явление, прежде всего детерминированное абиотическими факторами. „Слово «стация» означает особое свойство той местности, в которой каждый вид привык расти, и относится к климату, почве, влажности, свету, высоте над уровнем моря и другим подобным условиям” (Лайель, 1866, с. 316). Если бы новые виды возникали естественным путем, то им не нашлось бы места в природе, так как места заняты существующими видами. Лайель допускал изменения в экологическом балансе, в результате которых виды могут постепенно вымирать. Вымирание создает благоприятное условие 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.

Причина постоянства видов состоит еще и в том, что вариации в природе строго лимитированы и их не хватает для возникновения новых видов. В концепции Лайеля, конечно, присутствовали элементы синэкологических идей. Однако их трактовка базировалась на представлении о тесной коадаптации видов, делающей невозможной эволюцию.

Лайель выдвинул идею, что географическое распространение современных видов прямо связано с историей жизни на земле. Бесспорно, акцентируя внимание на виде и его географическом распространении, Лайель подготовил почву для будущих эволюционных объяснений (Coleman, 1962, p. 335). Однако не следует забывать и то, что обсуждение Лайелем проблем вида и биогеографии привело его к критике классической телеологии Ж. Кювье и позволило выдвинуть новый, неортодоксальный телеологизм. Кювье полагал, что каждый тип организма является совершенным, т. е. его части скоординированы в целое и все части сконструированы наилучшим образом для целей функционирования.

Лайель предложил принцип средового детерминизма. В этом объяснении центральное место отводилось „принципу адаптации”, согласно которому каждый организм в совершенстве адаптирован к тому месту, которое он занимает в экономике природы. Новая телеологическая интерпретация стала для Лайеля центральным антиэволюционным аргументом. Виды в совершенстве адаптированы к среде, потому что их выбор производит сам Творец, а внешние условия диктуют пути творения.

Объясняя причины вымирания млекопитающих Южной Америки, Дарвин отвергал катастрофизм. Как и Лайель, он черпал аргументацию против катастрофизма в концепциях баланса природы: вымира-

ние видов происходит постепенно, виды постоянны. Признавалось локальное вымирание и творение видов.

Таким образом, благодаря чтению трудов Лайеля Дарвин начал интересоваться проблемой вида еще до того, как стал трансформистом. Он целиком принял доктрину Лайеля, что виды постоянны и способны к постепенному вымиранию. Все наблюдения, выполненные во время путешествия, объяснялись Дарвином в рамках естественной теологии У. Пейли и Ч. Лайеля. Но Дарвин не заслуживает каких-либо упреков. Наоборот, принятие Дарвином концепции Лайеля было важным этапом в становлении его мировоззрения. Дело в том, что эволюционисты до Дарвина рассматривали эволюцию лишь в аспекте времени (вертикальная, или филетическая, эволюция) и мало интересовались проблемой вида и биогеографией. Дарвин же во многом благодаря Лайелю сконцентрировался на проблеме вида и его распространения. В будущем, когда Дарвин начнет поиск эволюционных аргументов, он станет опровергать свои собственные воззрения, т. е. будет осуществляться поиск эволюционных доказательств прежде всего в биогеографическом аспекте. Именно опровергая Лайеля, формулируя в неявной форме контрдоводы, он все время будет ощущать по отношению к нему огромную благодарность, которую сохранит на всю жизнь.

Более того, опубликовано письмо Дарвина к немецкому ботанику Отто Захариусу, датированное 1877 г., в котором сказано: „Во время путешествия на «Бигле» я верил в постоянство видов. Правда, насколько я помню, неясные сомнения случайно поселились в моем уме. По возвращении домой в 1836 г. я сразу же начал готовить мой журнал для публикации и затем увидел, как много фактов указывает на общность происхождения видов” (Darwin, 1903a, p. 367).

Основным источником „галапагосской легенды” служили „Орнитологические заметки” Дарвина, опубликованные в полном объеме в 1963 г. Считалось, что заметки относятся ко времени его пребывания на Галапагосах. Наиболее интересные выдержки из заметок впервые опубликованы в 1935 г. в связи со столетием пребывания Дарвина на островах (Barlow, 1935). С той поры и стало широко бытовать мнение, что „эволюционный «фермент» начал работать у Дарвина на Галапагосах” (ibid., p. 391). Сейчас более точно установлено время записей, известных как „Орнитологические заметки”. Они производились значительно позднее, летом 1836 г., когда „Бигль” двигался от мыса Доброй Надежды к острову Святой Елены. В это время Дарвин обрабатывал зоологические коллекции (Herbert, 1977; Sulloway, 1984). Касаясь галапагосских пересмешников, он записал, что „они являются лишь вариететами” (Darwin, 1963). Этот абзац заканчивается рассуждением о том, что „зоология архипелага подрывает (веру в.— Я. Г.) стабильность видов” (ibid.).

Трактовка изменчивости видов, данная Дарвином в „Орнитологических заметках”, вполне укладывается в представления об их постоянстве. Креационистское понимание вида допускает изменчи-

вость по ряду признаков при его расселении в необычные условия существования (острова, архипелаги). Такие локальные расы и назывались вариететами. Но изменения никогда не достигают видового ранга. Карл Линней и Чарлз Лайель допускали „ограниченную эволюцию“, оставаясь в то же время креационистами. Дж. Ходж (Hodge, 1983), единственный из современных историков биологии, придерживается мнения, что в 1836 г. Дарвин рассматривал вариететы как зарождающиеся виды. Думается, что Ходж несколько „забежал вперед“ и наделил молодого Дарвина взглядами, которые созрели у него значительно позднее.

И все же концовку фразы можно оценить как попытку Дарвина порассуждать об эволюции. Наблюдениям над пересмешниками легче всего было придать эволюционное звучание, так как Дарвин знал, что различные формы заселяют различные острова. Однако не пересмешники, а вьюрки Галапагоса чаще всего рассматриваются в качестве объекта, изучение которого превратило Дарвина в эволюциониста во время пребывания на островах. На раннем этапе творчества Дарвина вьюрки способствовали формированию представлений об естественном отборе и эволюционной роли географической изоляции (см.: Sulloway, 1982, 1984). Без преувеличения можно сказать, что история с вьюрками напоминает историю с падающим яблоком Ньютона. К сожалению, версия с вьюрками сейчас выглядит совершенно несостоятельной.

Дарвиновская коллекция вьюрков насчитывала 31 экземпляр. На островах обитало 13 видов, и сбор фактически включал по два экземпляра (самец и самка) каждого вида. Не обозначались четко места сборов экземпляров. Виды были разделены на две далеко стоящие группы в пределах семейства (тонко- и толстоклювые). Дарвин думал, что все виды вьюрков питаются сходной пищей, имеют одинаковые привычки, и такое понимание вошло в его „Дневник изысканий“ (Дарвин, 1935, с. 333). Разумеется, при такой системе взглядов никаких эволюционных реконструкций нельзя было сделать.

Систематика вьюрков была выполнена Дарвином по правилам того времени. Виды классифицировались по внешним признакам (оперение), а размеры и форма клюва использовались в качестве ключевых признаков для выделения надвидовых таксонов. Если бы Дарвин в то время был сложившимся эволюционистом, он не стал бы настаивать на жестком разделении видовых признаков и ключевых признаков, характеризующих надвидовые таксоны. Дело в том, что признаки, определяющие род, например у материковых видов, могут широко варьировать у этой же группы организмов при колонизации новых местообитаний (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 нашел на Галапагосских островах эндемичную группу вьюрков, исследовательский интерес к которой не пропадает и по сей день. 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 популяций в результате конкуренции и естественного отбора. Такие современные воззрения на эволюцию вьюрков Галапагоса впервые были изложены в 1947 г. в книге Д. Лэка „Дарвиновы вьюрки” (Lack, 1947; см. также: Галл, 1984, 1985). Сам же Дарвин нигде не высказывал подобных взглядов. После публикации книги Лэка многие стали думать, что Лэк лишь „переоткрыл” Дарвина (Diamond, 1978).

Мало обращалось внимания 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 марта прошедшего (т. е. 1837 г. — Я. Г.) был сильно поражен характером южноамериканских ископаемых и видов Галапагосского архипелага. Эти факты (особенно последний) положили начало всем моим воззрениям” (Дарвин, 1959б, с. 131). Дарвин не только указал временной период своего становления как эволюциониста, но и назвал источники (палеонтология, биогеография), сыгравшие решающую роль.

В январе—марте 1837 г. Дарвин имел научные контакты с палеонтологом Р. Оуэном, который обрабатывал его коллекции южноамериканских вымерших животных. Оуэн сообщил, что ископаемые гигантские неполнозубые из раннечетвертичных отложений Патагонии являются представителями существующих групп. Самая ранняя ссылка на идентификацию южноамериканских ископаемых млекопитающих из коллекции Дарвина Р. Оуэном известна из его письма к Ч. Лайелю. Письмо датировано 23 января 1837 г. и полностью воспроизведено в книге Л. Вильсона о Лайеле (Wilson, 1972, p. 434). Использование этой информации Лайелем сразу же стало известно Дарвину. В президентский адрес, направленный Лайелем Геологическому обществу Лондона 17 февраля 1837 г., были включены результаты исследований Оуэна. Значение этих исследований Лайель сформулировал таким образом: „Благодаря изучению этих ископаемых установлен факт, что тип организации, характерный для млекопитающих Южной Америки, развился на континенте в течение длительного периода. Причем времени было достаточно для того, чтобы

многие из больших видов четвероногих могли вымереть... Семейство броненосцев ограничено сейчас исключительно Южной Америкой, и здесь имеются *Megatherium* и два других гигантских представителя того же самого семейства..." (Lyell, 1838, p. 510–511). Такое заключение могло способствовать поиску генетической связи между вымершими и современными животными.

В январе–марте 1837 г. Дарвин принимал участие в заседаниях Зоологического общества Лондона. На этих заседаниях орнитолог Дж. Гулд докладывал результаты исследований по коллекциям Дарвина. Гулд установил, что 25 из 26 наземных птиц Галапагоса родственны птицам Южной Америки. На заседании, состоявшемся 28 февраля, именитый орнитолог высказал предположение, что три формы пересмешников, обитающие на разных островах, являются самостоятельными видами (Gould, 1837b). Но самое главное в работе Гулда с коллекцией Дарвина состояло в том, что он первый использовал размер и форму клюва вьюрков Галапагоса в качестве видового признака систематики. Гулд выделил 14 видов эндемиков, которые составили близкородственную группу. Он назвал ее родом (*Geospiza*) с тремя подродами (*Samarhynchus*, *Cartorius*, *Certhidea*) (Gould, 1837a).

Можно лишь догадываться об использовании Дарвином информации о птицах Галапагоса. Пересмешники могли помочь ему перейти от ограниченного внутривидового эволюционизма креационистского толка к идее эволюции видов. Хотя Дарвин не достиг ясных представлений о конкретных путях эволюции вьюрков Галапагоса, классификация Гулда могла помочь ему увидеть связь между эволюцией видов и эволюцией надвидовых таксонов. Биогеографическая и систематическая информация приобрела особенно важный смысл в комбинации с ранее добытыми палеонтологическими данными. Разумеется, нет прямых доказательств об однозначной причинно-следственной связи между изучением каких-либо конкретных видов современных или вымерших животных и становлением Дарвина как эволюциониста. Реконструкции в этой области явно носят гипотетичный характер.

Таким образом, путешествие действительно сыграло важную роль в процессе превращения Дарвина в эволюциониста, но лишь ретроспективно. Первое исключительно плодотворное осмысливание научных результатов путешествия происходило в период, когда Дарвин принимал участие в жизни научных обществ Англии, имея обширные контакты с ведущими натуралистами и философами науки. Изучение особенностей фауны и флоры Галапагосского архипелага скорее всего было связано с ростом теоретического понимания биоты островов в целом. Уместно напомнить слова Дарвина, которыми выражается особенность его мышления. Он писал о характерном для него свойстве удерживать некоторое общее и неопределенное воспоминание о многих фактах (Дарвин, 1959 г., с. 245). На протяжении 22 лет Дарвин постоянно расширял и углублял теоретическое понимание фауны и флоры Галапагоса, начатое в 1837 г. и завершившееся публикацией „Происхождения видов”.

2. Дарвин-сальтационист. Красная записная книжка

Долгое время считалось, что Первая записная книжка о трансмутации видов, начатая Дарвином в июле 1837 г., — единственный источник знаний о его ранних эволюционных взглядах. До этого времени Дарвин никаких записей не вел и новая тема не стала еще предметом специальных исследований (Чайковский, 1982, с. 89). Первая записная книжка по вопросам эволюции переведена С. Л. Соболевым на русский язык и опубликована в 9-м томе академического собрания сочинений Дарвина в 1959 г.

Настоящим историко-научным открытием стала публикация Красной записной книжки Дарвина (Darwin, 1980). Она состоит из двух частей. Первая писалась во время путешествия с мая по конец сентября 1836 г. и посвящена проблемам геологии. Труднее установить дату второй части. Скорее всего, она была написана в конце марта 1837 г., поскольку принятая в ней классификация вымерших и современных животных дается 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 интересов и исследовательских линий Дарвина. Эта книжка „стоит в начале цепи явлений, которые идут от зарождения веры в мутабельность видов через его замечания о естественном отборе и затем спустя 20 лет к публикации «Происхождения видов»» (Herbert, 1980, p. 16).

Из анализа Красной записной книжки действительно можно сконструировать вполне определенную первую модель эволюции Дарвина. В этой книжке он оставил записи по таким кардинальным вопросам, как происхождение видов, адаптация и вымирание. Модель Дарвина не подтверждает широко принятое мнение, что эволюционная идея в геологии дала ключ к построению первоначального варианта теории биологической эволюции (Ghiselin, 1969; Gruber, 1974). Если позиция Дарвина в 1835 г. была предельно ясной, то в 1837 г. он начал двигаться в антилайеллевском направлении,¹ пытаясь найти разные механизмы для объяснения эволюции и вымирания видов (Kohn, 1980). Одновременно и теми же идеями он нанес удар и по Ламарку, отрицая градуальную картину филетической эволюции.

Из каких же источников вырос трансформизм Дарвина, изложенный в Красной записной книжке? Думається, прежде всего из личного

¹ В это время Дарвин читал 5-е издание „Принципов геологии” Лайеля и на полях книги оставил заметки эволюционного характера.

опыта путешествия на „Бигле”, а также из контактов с учеными, которые описывали его коллекции. Но до публикации Красной записной книжки никто не мог представить себе, что первоначальная система взглядов Дарвина на эволюцию носила сальтационистский характер.

С. Херберт высказала предположение, что из множества контактов Дарвина со специалистами в Лондоне наиболее важными были встречи с Р. Оуэном (Herbert, 1980).

Однако в Красной записной книжке Дарвин прежде всего внимательно проанализировал результаты описаний Дж. Гулдом двух видов страуса. 14 марта 1837 г. Гулд доложил на заседании Зоологического общества, что Дарвин открыл в Южной Америке существование интересной формы страуса, которая имеет меньшие размеры тела, чем известный вид *Rhea americana*. Гулд возвел новую форму в ранг самостоятельного вида и в честь Дарвина назвал его *Rh. darwini*. Дарвин присутствовал на этом заседании, и такая информация не могла не подтолкнуть его к размышлениям. На „Бигле” Дарвин сомневался в том, были ли описанные Гулдом виды настоящими видами или вариететами. Что же следовало из новой информации и опыта Дарвина? Дарвин знал, что ареалы двух близкородственных видов страуса 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, Ламарк утверждал, что между близкородственными видами существует нечувствительная градация. В данном случае близкородственные виды резко различались в размерах.

Дарвин также получил важную информацию от Р. Оуэна относительно вымерших и современных неполнозубых Южной Америки. Лама — характерный вид Южной Америки, который живет в аридной зоне Патагонии. Среди дарвиновской коллекции ископаемых из Патагонии было млекопитающее, которое Оуэн описал как *Mastodactylus* и отнес к *Camellidae*. Дарвин постоянно держал в уме эту вымершую ламу. Как уже упоминалось, климат Патагонии существенно не изменялся со времен вымершей лампы. Естественно, встал вопрос, как объяснить вымирание.

Проблемы страусов и лампы решались Дарвином удивительным образом. „Рассуждаем о двух страусах в нейтральной зоне; больший [вид] покушается на меньшего. Изменение не является прогрессивным: создается одним ударом, если один вид изменяется” (Darwin, 1980, р. 63). „Необходим толчок, чтобы вымершая лама (*Llama*) должна была умереть не в связи с изменением обстоятельств... Меня соблазняет мысль, что виды животных сотворены на определенный срок: они не исчезают вследствие изменения обстоятельств” (Darwin, 1980, р. 66).

Далее, рассуждения Дарвина основаны на совместном рассмотре-

нии биогеографической и палеонтологической информации (страусы и лама). „Тот же самый вид отношения существует между страусами и между вымершей и современной ламой: в первом случае страусы и в последнем лама положение во времени (или последовательные изменения в промежутке времени)... Не градуальное изменение или дегенерация [вымирание] в зависимости от обстоятельств... Если вид изменяется в другой, то это должно происходить посредством скалтации (*per saltum*), или же вид может погибнуть” (*ibid.*, р. 66). Общий эволюционный вывод о скалтационном видообразовании Дарвин сделал на основе синтеза данных биогеографии и палеонтологии. При этом он впервые перевел биогеографические факты (горизонтальные отношения) во временной аспект (вертикальные связи).

Вначале рассмотрим более внимательно первые два цитированных отрывка. В случае со страусами Дарвин выдвинул ряд альтернативных гипотез. „Большой [вид] покушается на меньшего”. В современном понимании это означает, что большой вид вытесняет меньшего. Эта идея основана на предположении о вымирании как результате межвидовой конкуренции и целиком совпадает с воззрениями Лайеля. Затем он констатирует: „...один вид изменяется”. Чтобы объяснить эволюционное изменение, Дарвин предлагает два возможных способа. Первый — „изменение не является прогрессивным”. Скорее всего, он держал в уме идею Ламарка и отверг ее. Возможно, это случилось по причине, что два вида страуса резко различались в размерах. Другая альтернатива: новый вид „создается одним ударом” из старого вида. В целом идея Дарвина была совместима как с эволюционным подходом, так и с скалтационным видообразованием.

Во втором отрывке, с ламой, Дарвин прежде всего решал проблему вымирания. Он отклонил точку зрения Лайеля, что вымирание видов происходит в связи с изменениями в обстоятельствах. Более того, он четко склонялся к вере, что смерть вида запрограммирована, т. е. вымирание вида подобно смерти индивида.

Итак, Дарвин вполне четко рассуждал о происхождении видов путем скалтации и их вымирании путем старения. Эти две идеи составили основу раннего трансформизма Дарвина.

В третьем отрывке Дарвин уже прямо изложил механизм эволюции и причины вымирания видов (скалтации, старение). Д. Кон полагает, что полный смысл цитированного отрывка можно понять, лишь выяснив отношение Дарвина к проблеме адаптации, которая рассматривается в другом отрывке (Kohn, 1980, р. 77). В этом отношении, по мнению историка, наиболее интересна следующая запись: „Собаки, кошки, лошади, крупный рогатый скот, козы все жили совсем [свободными] и несомненно с совершенным успехом, доказывая, что не Творение [а успех уже возникшей формы] не зависит только от адаптации животных. Не труднее представить себе вымирание видов, чем вымирание индивидов” (Darwin, 1980, р. 67).

Оба последних отрывка дают возможность обсудить три крупные проблемы: 1) источники рассуждений Дарвина о старении видов;

2) отношение Дарвина к „Принципам геологии” Лайеля; 3) позиция Дарвина по вопросу об адаптации. Кон полагает, что когда Дарвин пришел к мысли о вымирании видов независимо от внешних условий, то он одновременно начал сомневаться в справедливости идеи совершенной адаптации (Kohn, 1980, p. 77). Думается, это не совсем так. Действительно, трактовка вымирания видов в контексте дарвиновой теории лишь свидетельствовала о том, что совершенная адаптация вида в целом не сохраняется на протяжении всей его жизни. Эта идея была хорошо совместима с его метафорой „вид как индивид”. Впрочем, к этому вопросу мы будем возвращаться еще не раз. Идея об относительной адаптации была развита Дарвином лишь в 50-е гг. Но Кон тонко подметил, что концепция „вид как индивид” была антилайелевской и привела Дарвина к идее вымирания видов путем старения. Любопытно, что эту идею Дарвин заимствовал из „Принципов геологии” Лайеля. Сам Лайель не разделял эту точку зрения, но подробно изложил ее в варианте, предложенном итальянским геологом Дж. Брокка.

При переходе к трансформизму Дарвин пытался оценить эволюционную значимость разных форм размножения. Аналогия между индивидом и видом составила основу его анализа. Следовательно, между этой аналогией и трансформизмом 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 в рамках эволюционной методологии. Это не означает, что весной 1837 г. он уже решил все проблемы 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: „...асексуальное воспроизведение лишь копирует родителей” (Darwin, 1980, p. 66).

Итак, весной 1837 г. Дарвин не только стал эволюционистом, но и предложил модель эволюции. Он использовал эволюционизм для объяснения труднейших фактов биогеографии и палеонтологии. При этом Дарвин целиком отказался от градуализма. Его позиция была исключительно скальпационистской. В то же время он пришел к аналогии „вид как индивид”. На этой основе Дарвин объяснил вымирание как процесс старения вида. Эта же аналогия, или метафора, позволила ему связать проблемы воспроизведения и эволюции. Он не нашел идеи, позволившей объединить половое и бесполое размножение в единую теоретическую конструкцию. В итоге его скальпационизм лучше уживался с представлениями о ведущей роли полового размножения в эволюции.



3. Градуальная модель эволюции без естественного отбора

Начиная с 60-х гг. записные книжки Дарвина по трансмутации явились базовыми для реконструкции его эволюционных взглядов в ранний период творчества. Эти записные книжки привлекли к себе большое внимание биологов и историков науки. В итоге сложилась международная школа исследователей творчества молодого Дарвина. Совершенно определенно наметились два принципиально различных подхода к анализу становления его эволюционных взглядов. При первом подходе записные книжки рассматриваются как зародыш теории естественного отбора и даже „Происхождения видов”. Длительный творческий путь Дарвина оценивается с позиций „Происхождения видов”, а вся сложная история рисуется как накопление элементов будущей теории естественного отбора, т. е. вся история представляется как бы запрограммированной. Более того, самые крайние представители утверждают, что уже в Первой записной книжке Дарвин высказывался о естественном отборе или даже обладал теорией естественного отбора, быть может, и в чем-то ограниченной (de Beer, 1963; Vorzimmer, 1965; Ruse, 1975; Schweber, 1977).

В качестве следствия такого историко-научного подхода, разумеется, всячески отвергается наличие у Дарвина какой-либо теории эволюции до открытия естественного отбора, а любая запись, сделанная им на эволюционную тему, трактуется как предпосылка будущей селекционистской теории. После публикации Красной записной книжки стало совершенно ясно, что до открытия естественного отбора Дарвин создал вполне законченную сальтационистскую модель эволюции. Трудно представить себе, чтобы с Дарвином произошел такой крупный метаморфоз и он от сальтационизма прямо перешел к селекционизму. Значит, между этими крайними моделями должна была существовать какая-то промежуточная модель эволюции. И она действительно существовала.

Однако вернемся к методологии дарвиновского исследования. Вторая и значительно меньшая по числу группа исследователей полностью отказывается от изучения творчества Дарвина путем экстраполяции концептуальной структуры „Происхождения видов” на прошлое в качестве историко-методологического ориентира (Kohn, 1980; Osipov, 1981). Дарвин в 30-е гг. разработал несколько оригинальных теорий, и из анализа его эволюционных построений еще не следует, что он обязательно должен был создать „Происхождение видов”. При этом необходимо избавляться от линейного и строго непрерывного прочтения научной мысли. В творческом развитии Дарвина не было четкой смены концепций, а скорее, имело место взаимодействие разных моделей. В результате такого взаимодействия в новой концептуальной структуре могло меняться отношение и к, казалось бы, ранее отброшенным идеям. Хороший пример тому — Ч. Лайель и Ж. Ламарк. В одной модели они резко критикуются, а в другой —

занимают „теоретикообразующее” место, даже если их имена и не упоминаются.

Как будет показано, преемственность и взаимодействие идей хорошо видны в трактовке Дарвином проблем адаптации. Однако при обсуждении других проблем возникают вопросы, которые далеки от однозначного решения. И все же следует согласиться со следующим высказыванием. „Интеллектуальное развитие Дарвина должно прочитываться не как последовательные фазы, но как кумуляция пластов, каждый с различной сетью внутренних проблем, но все способны плодотворно взаимодействовать вокруг одной и той же точки” (Sloan, 1985, p. 71). Далее историк отмечает, что если при изучении творчества Дарвина игнорировать множественные тематические линии, выпячивая одну из них, результат исследования будет крайне однобоким.

Ранее была сделана попытка выявить по возможности творческие линии, которые привели Дарвина к идее эволюции. Что же касается реализации этого подхода к реконструкции самих моделей эволюции, то уже на примере первой такой модели видно, что эта задача значительно сложнее.

Адаптация посредством генерации. Хотя, судя по названию этого раздела, Дарвин отказался от самой ранней модели, однако прослеживается и идейная преемственность.

Прежде всего Дарвин сохранил в центре внимания проблему полового размножения. Как и в Красной записной книжке, он видел в половом размножении источник не только изменчивости, но и адаптации и видообразования. Свою Первую записную книжку по трансмутации видов Дарвин начал с обсуждения полового и бесполого размножения. Его основной интерес сосредоточился вокруг полового размножения. Уже в первых записях, анализируя половое размножение, Дарвин дал ответ на вопрос о его эволюционном значении. „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 измененной, или подвергается варьированию в соответствии с обстоятельствами: семена растений при посеве в плодородную почву производят много форм, между тем как новые особи, произведенные почками, константны, следовательно, мы видим, что образование потомства [размножение], по-видимому, здесь есть средство варьировать, или адаптации. Кроме того, мы знаем, что в процессе образования потомства даже разум и инстинкт находятся под воздействием [условий существования].

Дитя дикаря — не цивилизованный человек. — Птицы, ставшие пугливыми в дикой природе, на протяжении поколений приобретают представления. См. «Зономию». Может быть неизвестная трудность с полностью взрослым индивидом с фиксированной организацией. Чтобы он модифицировался, — поэтому-то образование потомства, чтобы адаптировать и изменять расу к изменяющемуся миру.

С другой стороны, образование потомства уничтожает последствия случайных повреждений, которые сохранялись бы навеки, если бы животные жили вечно" (Darwin, 1960a, p. 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 создает „тенденцию варьировать". Предполагается, что органические изменения автоматически являются адаптивными.

Прямая и однозначная связь между изменчивостью и адаптацией точно подтверждается записью, сделанной в этой же записной книжке, но чуть позднее. „Эта точка зрения предполагает, что на протяжении веков и, следовательно, изменений [в условиях среды] каждое животное имеет тенденцию изменяться. — В силу этого затруднение с доказательством [в отношении] кошек и других животных из Египта не является возражением, так как времени прошло мало и не произошло никаких значительных изменений.

Я считаю [наличие] двух видов страусов в Южной Америке серьезным доказательством возможности такого изменения, как мы видим в пространстве, могли происходить и во времени" (ibid., p. 43). И далее Дарвин вновь отметил, что при наличии этой тенденции к изменению (и к мультипликации) при изоляции требуется гибель видов, чтобы держать число форм уравновешенным. Но существует какое-либо основание для предположения, что число форм уравновешенно: это является следствием подразделения и суммы различий, так что формы должны быть примерно одинаково многочисленны. „Изменения не представляют собой результата воли животного, но [являются] законом адаптации, в той же мере как кислота и щелочь" (ibid.).

Когда химик смешивает некоторое количество кислоты и щелочи, в соответствии с законами химической кинетики автоматически возникают изменения. И в природе при перемене условий жизни у организмов также автоматически происходят изменения в соответствии с законом адаптации.

Дарвин ответил Кьюе и Лайелю, почему у египетских животных не произошло изменений. „Египетский материал" всегда был одним из главных возражений трансформизму (см.: Coleman, 1964, p. 146; Канаев, 1976). В этой связи он вновь обратился к страусам и удачно показал, что биогеография может служить надежным доказательством трансформизма, т. е. изменения в пространстве могут отражать изменения во времени. И все же Дарвин верил в гармонию и постоянное число видов, которое удерживается вымиранием части видов. В итоге поддерживается равновесие между видами. Начало же отрывка может быть истолковано так, что Дарвин принял принцип униформизма Лайеля (см.: Kohn, 1980, p. 85–86).

Закон адаптации, по Дарвину, работает через воспроизводитель-

ную систему. В конце Второй записной книжки, т. е. за три месяца до прочтения Мальтуса, он заново сформулировал это важное допущение. „Я вряд ли могу сомневаться, что конечная причина (final cause) адаптации видов к обстоятельствам происходит посредством принципов, которые я предложил” (Darwin, 1960b, p. 111).

Дарвин довольно подробно изложил свое понимание воспроизведения организмов и его участие в создании адаптивных изменений. Идея состоит в том, что при половом размножении зародыш проходит через серию стадий, которые являются рекапитуляцией анцестрального организма. „[Организм] наделен известным своеобразием (и наделен 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” (Darwin, 1960a, p. 40). Как же этот процесс создает адаптацию? В сентябре 1883 г. Дарвин вновь вернулся к этому вопросу. „Каждая теория воспроизведения существа проходит через целую серию форм, чтобы приобрести различия” (Darwin, 1960c, p. 150).

Во Второй записной книжке этот вопрос изложен более подробно (Darwin, 1960b, p. 76). Как и ранее, Дарвин не дает ответа на вопрос, почему изменения в яйце всегда создают адаптивные изменения в потомстве. Возможно, что отрывок из Третьей записной книжки дает наиболее полное объяснение взглядов Дарвина на роль полового размножения в эволюции. „Истинная генерация дает 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” (Darwin, 1960c, p. 147).

Теперь следует собрать вместе все рассуждения Дарвина о размножении, изложенные в первых трех 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 все это имеет место, то, кажется, проблема решена. „Может ли желание родителя создать какой-либо признак в потомстве? Может ли создать какое-либо изменение в потомстве? Если да, то адаптивность вида посредством генерации объяснена” (Darwin, 1960a, p. 67).

В этот период Дарвин остался верным двум центральным положениям теории: органическое изменение есть аккомодация к обстоятельствам, и эта аккомодация происходит преимущественно через половое размножение. Адаптация – конечная причина генерации. Здесь важно следующее. Если в теории естественного отбора вариации размножаются и уже на них действуют борьба и естественный отбор, то в более ранней теории вариации сами по себе адаптивны.

В сальтационистской модели подразумевалась ключевая роль

монстров (уродов, сальтаций) в видообразовании. Каково отношение Дарвина к этой проблеме в связи с созданием теории адаптации посредством генерации? Он предположил, что монстры отличаются от адаптивных новшеств лишь тем, что они не сохраняют адаптивное значение на протяжении всей своей жизни. Этот вопрос Дарвин обсудил несколько раз (Darwin, 1960a, p. 65; 1960b, p. 84–85). Анализ этих материалов привел историков к иной точке зрения (Limoge, 1970, p. 46, 76; Kohn, 1980, p. 126). Они единодушно полагают, что случай с монстрами свидетельствует о том, что Дарвин развил идею „несовершенной” адаптации. Д. Кон пошел еще дальше: „Он (Дарвин. — Я. Г.) признавал, что адаптация является относительной по отношению к обстоятельствам” (Kohn, 1980, p. 126).

Если высказывания Дарвина об адаптивности монстров рассматривать самостоятельно, то в них можно найти любую современную идею. Но Д. Осповат обратил внимание на то, что принцип адаптации посредством генерации Дарвин рассматривал как жесткий закон, входящий в систему других законов природы. Именно с таких позиций и следует рассматривать материалы о монстрах (Ospovat, 1981, p. 43).

Закон адаптации посредством генерации был направлен на объяснение гармонии и баланса природы. Подобные законы искали многие современники Дарвина. Теоретические конструкции были направлены прежде всего на объяснение гармонии между органическим и неорганическим мирами. В 30-е гг. хорошо известный принцип адаптации имел под собой солидную фактическую основу. Принцип адаптации и другие законы трактовались как благожелательная деятельность Творца. Вот почему Дарвину так трудно было найти свой, трансформистский вариант связи между размножением и адаптацией. Еще больше потребовалось от Дарвина усилий, чтобы приложить законы размножения и наследственности к эволюционному объяснению явлений. Именно приложение законов превращало трансформацию в факт. „Рыба никогда не станет человеком. Нет необходимости в новом акте творения. — Если бы вокруг Галапагосского архипелага поднялся в Тихом океане континент, оолитический порядок вещей мог бы в самом начале сформироваться” (Darwin, 1960a, p. 69).

Законы природы и градуализм. Закон адаптации посредством генерации находился в тесной связи с другими законами. Осповат выделяет четыре закона в „предмальтусовский” период Дарвина: слитной наследственности, или закон смешанных (отдаленных) 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 освещена в литературе (Olby, 1966; Vorzimmer, 1970; Гайсинович, 1988). Широко бытовало мнение, что потомство, которое создается объединением двух особей, по своим признакам является промежуточным между родителями. Это положение Дарвин также принял и в начале Первой

записной книжки отчетливо об этом написал (Darwin, 1960a, p. 41).

В те годы любая общебиологическая теория должна была объяснить то, что виды представляются постоянными во времени и в пространстве. Тенденция к варьированию путем генерации, по мнению Дарвина, находилась в конфликте с массой фактов из разных разделов естественной истории. Ответ последовал мгновенно. „Прекрасный закон смешанных браков, сочетающих признаки обоих родителей, и затем эти признаки увеличиваются до бесконечности” (Darwin, 1960a, p. 41). Трансформистская теория оставалась внутри идеи о важности полового размножения. Но Дарвин, как отметил Д.Кон, говорил о половом размножении в новом свете, в терминах отдаленного скрещивания (Kohn, 1980, p. 89). Новая трактовка полового размножения является большим, чем просто физиологической функцией индивида. Скорее, он обсудил половое размножение как процесс, который связывает особи. Такой подход к полу открыл Дарвину новые исследовательские линии. Но вряд ли можно согласиться с мнением, что концепция полового размножения была шагом к созданию теории естественного отбора (Kohn, 1980, p. 88).

Закон отдаленных 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 определенного 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”. Отсюда вытекает очевидная константность видов. Она, кажется, существует вопреки тенденции варьировать посредством генерации (Darwin, 1960a, p. 41). 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 дарвиновым эволюционизмом.

В слитном характере наследственности Дарвин видел большие эволюционные преимущества. При таком способе наследования возникают лишь адаптации к постоянным, медленным переменам в среде, которые не будут долговечными. „Одна из конечных причин полов — стирать различия. Конечная причина этого состоит в больших изменениях природы, которые являются медленными. Если животное становится адаптированным к сиюминутному изменению, то оно было бы неприспособленным к медленным большим изменениям, которые [имеют место] в прогрессе” (Darwin, 1960c, p. 147).

В июле 1837 г. и позднее Дарвин четко сформулировал свою градуальную модель эволюции. Трансформация видов идет градуально вслед за длительными средовыми изменениями. Филетический 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 начисто 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 склонны сохранять изменение после того, как оно возникло. Для решения этой проблемы он собрал много фактов и обобщений из селекции, естественной истории, которые имеют отношение к скрещиванию и гибридизации (подробнее см.: Vorzimmer, 1970). Гибриды должны быть стерильными, они склонны к большому сходству с одним из родителей. Когда фертильное потомство возникает в результате скрещивания, то в следующих поколениях оно имеет тенденцию возвращаться к родительским типам. Среди форм достаточно несхожих существует „отвращение к отдаленным 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 нем” (Darwin, 1960a, p. 44).

Крайним представляется случай, при котором два организма лишь слабо отличаются. Здесь смешение признаков предотвращается и потомство становится истинно промежуточным. Когда же родители являются еще более несхожими, то потомство сходно с одним из них в большей степени. „Было бы любопытно знать, обладают ли расы у растений (или животных) тенденцией удерживать [признаки] каждого или одного из родителей (то, что французы называют а т а в и з м о м). Вероятно, это первый шаг в отвращении к соединению [половому]...” (ibid., p. 49).

Какое отношение имеют все эти процессы к образованию видов? Дарвин лишь предположил, что это должно происходить вскоре после видообразования (ibid., p. 44). Во всех записных книжках присутствуют рассуждения о связи законов слитности и гибридности. Возможно, эта связь нагляднее всего сформулирована в отрывке из Первой записной книжки, который был вырезан в процессе подготовки „большой книги”. „Если после изоляции виды не более изменились, то они будут скрещиваться (может быть, станут более фертильными), и так станет, что внезапным шагом возникнет вид или нет” (Darwin, 1967, p. 138).

Третий закон достаточно важен и разнороден. Дарвин называл его „моя теория генерации”. Существуют признаки, которые наследственно инертны, т. е. они сохраняются в большом числе поколений. Как правило, это признаки, которые более закреплены в самом начале своего возникновения. Они-то и становятся наследственными. Этот закон был заимствован Дарвином из работ У. Яарреллы: при скрещивании гибриды более похожи на более старые расы; признаки

старейшего варьетета выражены в потомстве более ярко. „М-р Яррелла говорит, что при скрещивании старой расы с более молодой гибридный варьетет имеет сходство главным образом с первой...” (Darwin, 1960a, p. 57).

Этот феномен важнее для тенденции варьировать путем генерации. Если ребенок похож на своих прародителей по внешним признакам, то почему, например, не возникает вариация в основной скелетной структуре? Однозначного ответа нет. Скорее всего объяснение виделось в законе наследственной инертности и в еще более общем законе адаптации путем генерации. „Если варьететы создаются медленными причинами... то со временем путем генерации они будут производить только потомство, способное производить себе подобных” (Darwin, 1960b, p. 85).

Далее теория генерации обсуждается в связи с градуальностью эволюции. „Является ли допущением сказать, что генерация создает молодь, которая способна производить себе подобных? Но является ли это большим допущением? Наследственны ли монстры? Имеет ли атавизм отношение к этому закону?

Локальные варьететы образуются с крайней медленностью, даже когда изоляция от общих обстоятельств эффектна” (ibid., p. 88). В отношении моей теории генерации факт отсутствия руки у родителя не значит отсутствия руки у ребенка. Моя теория генерации правильна” (ibid., p. 89). Дарвин привел и другие примеры, по его словам, ненаследования признаков монстров (см.: ibid., p. 91–92).

Любопытно, что константные признаки у больших групп организмов объяснялись натуралистами законом смены форм: в данном регионе современные животные принадлежат к тому же типу, что и вымершие. Признаки, фиксированные более рано, будут постоянными или будут варьировать лишь в слабой степени. „Где любая структура является общей у всех видов в группе, мы можем предположить, что она самая старая и поэтому наименьше подвергается вариации” (ibid., p. 99).

Далее Дарвин стал думать, что данная закономерность прежде всего относится к внутренним частям организма. Эти признаки очень рано жестко фиксируются и варьируют в наименьшей степени. „Как мы видели, внешние влияния прежде всего воздействуют на внешнюю форму, внутренние части наиболее долговечны и поэтому наиболее постоянны. ... Отношение внешних условий и смены форм: последняя наиболее непосредственно связана с важной структурой, которая менее очевидно находится под воздействием обстоятельств” (ibid., p. 85). Одновременно Дарвин развил еще одну линию доказательств о возможных путях изменения организации под воздействием привычки, но об этом несколько позднее.

Закон наследственной инерции, или „мою теорию генерации”, Дарвин применил к объяснению родства организмов и его отличия от аналогии. „Признаки аналогии приобретаются последними, поэтому более легко модифицируются... Где признак переменен,

то он приобретает последним. У молодых свиней позвонки подвергаются вариации, поэтому они приобретаются последними" (ibid. p. 107; см. также p. 97, 98).

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 генерации. Первый закон был прямо приложен Дарвином к объяснению кумуляции и сохранению изменений. В этом отношении закон наследственной фиксации был уже собственным творением Дарвина и был выдвинут в качестве доказательства теории трансформации.

Четвертый закон — закон инбридинга — 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 создает 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" (Darwin, 1968, p. 164—165).

Итак, к сентябрю 1838 г. Дарвин обладал набором принципов, или законов, которые, как он думал, объяснили роль полового размножения в формировании эволюционных изменений. Даже постоянные, слабые перемены в среде (суровость зимы, локальные передвижения животных) вызывают слабые индивидуальные различия в строении, инстинкте, уме. Эти слабые различия, естественно, сливаются или подвергаются реверсии (см.: Darwin, 1960с, p. 149). Из закона Дарвина о наследственной фиксированности следует, что одни структуры более изменчивы, чем другие. Именно постоянные медленные геологические изменения способны создавать альтерации, которые затрагивают более стабильные внутренние части организмов. Если большие внешние перемены воздействуют на особи, населяющие часть непрерывного ареала вида, то скрещивание с неизменившимися формами 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 кумулироваться. Альтерации, 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 не будут скрещиваться, а если это произойдет, то потомство будет стерильным. Слияние, таким образом, не сгладит изменения.

Хотя законы генерации сами по себе не могли объяснить адаптацию, Дарвина это не очень беспокоило. Эти законы служили другим целям, таким, например, как объяснить однообразие видов, стериль-

ность гибридов, реверсию и др. Но каково основание для существования законов? Скорее всего, они существуют как Система Творца и служат целям пригонки между органическим и неорганическим мирами. Таким образом, трансформизм вполне укладывался в телеологическое видение мира. Ведь законы генерации как уникальный продукт Творца являются законами трансформации.

Адаптация и вымирание. К весне 1838 г. Дарвин вполне очевидно пришел к заключению, что теория трансформации должна одновременно объяснить адаптацию и вымирание. Причем объяснения должны быть „вписаны” в более широкую картину гармонии и совершенства мира. Именно эта исследовательская задача планировалась еще в конце Первой записной книжки. „Если моя теория верна. — Мы идем, чтобы открыть причины изменений. — Способ адаптации (желание родителей?), инстинкт и строение становятся сполна темой расуждения и линией наблюдения” (Darwin, 1960a, p. 68–69).

Замысел Дарвина был грандиозен. Он предполагал, что его „теория” может реорганизовать изучение всей естественной истории. План может быть реализован лишь при открытии закона адаптации. Вся Вторая записная книжка свидетельствует о том, как много он размышлял над проблемой адаптации, искал разные варианты объяснения. Например, Дарвин предполагал, что длительное упражнение привычек и поведенческих инстинктов в ответ на средовые изменения вызывает изменения в строении. „Перед изменением структуры изменяется инстинкт” (Darwin, 1960b, p. 87; см. также p. 89 и др.). Наиболее точное высказывание о теории привычка–инстинкт–структура следующее: „...действие привычки, вероятно, есть первый этап. Но почему некоторые действия становятся наследственными и инстинктивными, а другие нет. — Значит, они действуют через много поколений. Структура изменяется медленно. Поэтому она может изменяться тогда, когда действие проходит через много поколений в том же самом направлении” (ibid., p. 102–103).

Это, конечно, есть доктрина Ламарка, которую Дарвин якобы слегка ревизовал и свободно включил в свою теорию генерации. И здесь возникает сложный вопрос об отношении Дарвина к Ламарку. Действительно, Ламарк полагал, что изменения в привычках предшествуют структурным изменениям. Эта идея составила основу его понимания отношений между организмом и средой. Но находился ли Дарвин под прямым влиянием Ламарка? Определенный ответ очень трудно „выудить” из записных книжек. Уверенно можно лишь сказать, что в период работы над Второй и Третьей записными книжками Дарвин оценивал Ламарка значительно выше, чем в начальный период деятельности. Он сравнивал его с Хэттоном в геологии (см.: Darwin, 1960b, p. 93). Это предполагает высокую оценку теории Ламарка.

И все же теория привычка–инстинкт — изобретение Дарвина. Связь между идеей, что изменения в привычке предшествуют структурным изменениям, и дарвиновой теорией генерации даже более

тесная, чем предполагают историки науки (Kohn, 1980; Ospovat, 1981). „Ламаркистская идея” появилась у Дарвина с целью решения ключевых трудностей, с которыми столкнулась его теория. Новые разновидности могут возникать, если привычка предотвратит „заболачивающие” эффекты при скрещивании (Darwin, 1960b, p. 84). Инстинкты предотвращают родственные вариететы от скрещиваний до того, как структурные различия возникнут, чтобы сделать скрещивание полностью невозможным. Таким образом, Дарвин использовал привычку в качестве причины, создающей репродуктивную изоляцию (Darwin, 1960b, p. 87, 89).

Теория привычка—структура Дарвина также имеет глубокие корни в самой его теории. Она была хорошо включена в общую теорию генерации, которая в свою очередь должна была объяснить поведенческие адаптации. Дарвин много рассуждал о поведении, в особенности у птиц и человека. Следовательно, когда он писал об адаптациях и их происхождении, то его теория должна была объяснить поведенческие адаптации. Неудивительно, что Дарвин должен был приложить „мою теорию генерации” к вопросу о поведении (Darwin, 1960b, p. 89). Но, пожалуй, самое важное состоит в том, что Дарвин утверждал, что воспроизводительная система обладает двумя основными функциями: передача признаков и создание различий. „С необходимостью мы должны здесь сказать, что в каждое время определенный вид воспроизведения [половой] не только воспроизводит типичных, но и создает и з м е н е н и е от простейшей формы” (Darwin, 1967, p. 164–165).

Из всей логики теории Дарвина следовало, что адаптация носит автоматический характер, как следствие полового размножения. В рамках принятых представлений встал вопрос: почему виды вымирают? Любая концепция экономии природы должна объяснить этот вопрос.

Существует несколько линий рассуждений Дарвина о вымирании, и все они тесно связаны. Рассмотрим две из них. Самая простая линия рассуждений выражена в дарвиновом афоризме: вымирание есть результат „потери адаптации при изменении обстоятельств”. Вторая линия прямо связана с концепцией экономии природы Лайеля. Последний и многие его современники верили в предустановленную приспособленность вещей. В мире в данное время существует вполне определенное число стадий, и они населены растениями и животными, которые в совершенстве адаптированы к ним. Когда происходят геологические и другие изменения, некоторые организмы становятся неприспособленными. Творец создает хорошо адаптированные формы, и они замещают своих предшественников (сукцессия). В итоге поддерживается гармония природы. Сторонники трансформации (например, Ламарк) отрицали вымирание как явление.

Конструируя свою теорию, Дарвин сделал почти невозможное. Он был трансформистом и признавал вымирание. Дарвин также был сторонником идеи гармонии природы и одновременно признавал

дисгармоничное явление как вымирание. Как все это вместе уживалось? Уже в 30-е гг. у Дарвина не было сомнений в реальности явления вымирания видов. Это он хорошо усвоил как собиратель ископаемых млекопитающих Южной Америки. На теоретическом уровне Дарвин должен был создать свою концепцию гармонии природы, в которой вымирание должно стать неизбежной частью процесса эволюции.

Такая концепция была создана. В записных книжках он неоднократно писал, что число видов на земле в масштабе геологического времени должно быть постоянно. Ясно, что этой идеи Дарвин был обязан Лайелю. И это не случайно. В те годы Лайель был единственным ученым, кто пытался синтезировать геологию и биологию (Ospovat, 1977). Органический мир, по Лайелю, периодически флуктуирует с большими циклами климата. Между идеей о постоянстве числа видов на земле и рассуждениями Дарвина о филетическом ветвлении существует тесная связь. Уже в самом начале своих рассуждений Дарвин допускал, что эволюция, скорее, есть ветвление, чем линейный процесс. Географическая изоляция и перемены в условиях могут вести к увеличению числа видов. Но гармония природы запрещает увеличение числа видов. На первый взгляд кажется парадоксальным, что Дарвин одновременно верил в гармонию природы и филетическое ветвление. Но дело в том, что филетическое ветвление предполагает веру в вымирание части видов. Это следствие из своих построений Дарвин изобразил в виде древа жизни. Этот вопрос будет более подробно рассмотрен далее, так как между взглядами Дарвина на видообразование и филогению существует тесная связь.

Значимость же материалов по вымиранию столь велика, что следует их привести по возможности полнее. „При наличии этой тенденции к изменению (и к мультипликации, когда есть изоляция) требуется смерть [части] видов, чтобы держалось постоянное число форм в равновесии. Но если есть какое-либо основание для предположения, что число форм уравновешено, то это является следствием подразделений и величины различий, так что формы должны быть примерно одинаково многочисленными” (Darwin, 1960a, p. 43). Несколько позднее он написал: „Я думаю, Случай, возможно, требует, чтобы одно поколение должно иметь так много живых существ, как и сейчас. Чтобы достигнуть этого и иметь много видов в одном и том же ряду (как это есть), требуется вымирание (Darwin, 1960a, p. 45–46).

В таком контексте рассуждений необходимость самого явления вымирания для Дарвина была чем-то само собой разумеющимся. Главное – найти причину вымирания.

Многие историки и биологи утверждали, что палеонтологические находки Дарвина одним ударом решили всю проблему вымирания. Все выглядит куда сложнее. Дарвин полагал, что предки („отцы”) после перемен во внешних условиях теряют свою адаптивность и вымирают. Потомки же „отцов” должны обладать более высокой

адаптивностью и выживать. Но как доказать ветвящийся характер эволюции и, главное, как это согласуется с постоянным числом видов на земле. Большие южноамериканские млекопитающие, которых открыл Дарвин, указывали на то, что родители современных форм вымерли и при этом не развили новых форм. „Полный конец определенных форм из Южной Америки (независимо от внешних причин), кажется весьма вероятным. Мет., лошадь, лама и пр. пр.” (Darwin, 1960a, p. 45).

Самая большая трудность в объяснении вымирания больших млекопитающих из Южной Америки была связана с тем фактом, что геологические исследования не обнаружили значительных перемен во внешних условиях. Проблема была решена Дарвином лишь после того, как он открыл естественный отбор. После 1838 г. Дарвин думал, что небольшие перемены могут привести к сохранению одного вида и вымиранию другого в результате борьбы за существование. Именно таким путем будет поддерживаться баланс природы.

Почему же новые взгляды Дарвина, связанные с борьбой за существование и естественным отбором, не появились раньше? Проблема, по-видимому, состояла в том, что Дарвин сконцентрировал основное внимание на отношениях предок—потомок и стремился „вписать” эти отношения в более широкую концепцию баланса и экономии природы. Даже в объяснении вымирания *Taxodon* и *Megatherium* он встретился с затруднением. Эти вымершие „отцы” оставили потомков и, казалось, подпадают под представления Дарвина о вымирании. Но картина ветвления обычно такова, что один „отец” дает несколько филетических линий. Концепция же постоянства числа видов требует, чтобы вымиранию были подвержены не только „отцы”, но и часть их „родственников”, и причем они не должны участвовать в размножении. „...Если каждый вид столь древен, как (1), то он способен произвести 13 современных форм. Двенадцать современников не должны были вообще оставить потомства, и, таким образом, число видов будет держаться постоянным (Darwin, 1960a, p. 46).

Далее необходимо было объяснить, почему формы, которые не составляют потомства, должны вымирать. Причем объяснение должно было быть согласовано с „автоматическим” адаптивным механизмом. Дарвин предположил две ситуации: 1-я — скрещивание с неизменной формой может вызвать вымирание; 2-я — вымирание может происходить в результате локальных катастроф, о которых писал Лайель. В Первой записной книжке Дарвин дважды обсудил доказательства в пользу того, что воздействие слитной наследственности может сократить число видов. „Виды, которые сохранились давно, это те — Лайель?, которые имели обширную область распространения и, следовательно, скрещивались с себе подобными и сохраняли свой тип. Но и это есть трудность: это немутабельность некоторых видов” (Darwin, 1960a, p. 62). „Почему виды не образуются в период подъема горы или при образовании пустыни? — поскольку

скрещивание видов не привнесло бы изменения и предотвратило бы полную адаптацию" (Darwin, 1967, p. 138).

В приведенных цитатах нет прямого указания на связь между скрещиванием и вымиранием. Это указание присутствует во Второй записной книжке. „Животные, имеющие широкую область распространения... благодаря скрещиванию с неизменными формами могут вызвать деструкцию" (Darwin, 1960b, p. 88). Далее во Второй записной книжке Дарвин привлекает гипотезу Лайеля. Быстрые геологические изменения могут стать причиной вымирания. Лайель полагал, что геологические изменения протекают медленно. Но причины, действующие медленно, иногда создают очень быстрые изменения, как, например, постепенная эрозия естественных плотин может вызвать внезапное и очень большое наводнение. Эта идея Лайеля дала Дарвину объяснение: „...постоянные, определенные физически изменения, наконец, ведут к тому, что животное не может быстро измениться и вымирает..." (Darwin, 1960b, p. 99). Это и было главным объяснением проблемы вымирания Дарвином.

Итак, решая проблему вымирания видов, Дарвин внес новый момент в проблему адаптации. Виды чаще всего вымирают не потому, что они плохо адаптированы, а для того, чтобы поддержать постоянное число видов и гармонию природы. Следует полагать, что нарушение скрещивания или геологические перемены, по Дарвину, — это вторичное объяснение по сравнению с идеями Баланса и Гармонии Природы (Ospovat, 1981).

Видообразование и филогения. Именно во взглядах Дарвина на видообразование вполне четко видны контуры его первой градуальной модели эволюции. Эта модель скорее всего 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 расселенные материковые виды и малочисленные изолированные виды, обитающие на островах.

Когда он приложил свою теорию генерации к первой ситуации, то пришел к выводу, который уже обсуждался (см. с. 23–24). Материковые виды являются, как правило, высококонстантными. Эта константность и морфологическое однообразие поддерживаются законом отдаленных браков. Поэтому эволюция у таких видов имеет пределы, которые сдерживают увеличение числа видов (видообразование).

Обращает на себя внимание тот факт, что Дарвин писал о высокой константности материковых видов в некой сомнительной форме. По-видимому, он испытывал трудности при решении вопроса о возникновении вариаций и тенденции к их наследованию в природе. Эта трудность возникла вполне естественным образом, так как доказательства в пользу тенденции варьировать путем генерации Дарвин прежде всего черпал из области сельского хозяйства и domestikации.

„Мы видим, что молодь живых существ неизменно становится измененной или подвержена варьированию в соответствии с обстоятельствами: семена растений при посеве в плодородную почву производят много форм, между тем как новые особи, произведенные почками, константны; следовательно, мы видим, что образование потомства (generation) является здесь в случае размножения семенами, по-видимому, средством варьирования или адаптации” (Darwin, 1960a, p. 41). Из данной цитаты напрашивается вывод: трудность возникла у Дарвина в связи с тем, что он пытался приложить „сельскохозяйственный” подход к вариации к естественным условиям. По логике Дарвина, величина вариации была большей при domestikации, чем в природе.

Таким образом, уже в Первой записной книжке исследование отношений между domestikацией и природой составило важный аспект в творчестве Дарвина. Но если в 40–50-е гг. он использовал domestikацию в качестве аналогии эволюционного процесса, то в 1837–1838 гг. у Дарвина возникли, казалось бы, непреодолимые трудности в приложении законов, вытекающих из domestikации, к фактам природы. К этому следует добавить, что трудность стала порождением дарвиновского анализа одного из случаев географического распространения видов, когда последние занимают огромный ареал без заметных барьеров.

Чтобы все-таки решить проблему видообразования, Дарвин обратился к анализу островных видов. Именно обращение к островам дало возможность Дарвину решить „континентальную” проблему и проблему мультипликации видов. При этом он сделал это в рамках предложенного „полового механизма”. Действительно, слитный характер наследственности вполне совместим с дарвиновым видением трансформизма. Виды кажутся постоянными, но они медленно изменяются во все времена. Это был не только градуализм, но вполне законченный филетический взгляд на эволюцию.

Однако „островной” подход позволил Дарвину создать новую модель эволюции, которая включала географическую изоляцию и инбридинг. Дарвин вновь начал с уже упомянутого примера, который постоянно цитирует Лайель. „Египетские кошки и собаки и ибисы – те же, что и в древности, но отделите какую-нибудь пару и поместите ее на новом острове – весьма сомнительно, останутся ли они неизменными; не говорят ли, что близкородственные браки (marring-in) ух у д ш а ю т расу, т. е. изменяют ее форму в каком-то направлении...” (Darwin, 1960a, p. 42). В отличие от Ламарка Дарвин представил свой аргумент в пользу эволюции египетских мумий. Этот аргумент вытекал из его опыта изучения островного видообразования. На островах он видел возможность ускоренной эволюции. 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 путем генерации.

В историческом контексте важно отметить, что объяснение Дарвином видообразования путем изоляции оказало самое разнообразное воздействие на его теорию. Прежде всего идея пространственной изоляции позволила Дарвину найти сильный аргумент в пользу эволюционизма. Такие авторитетные историки, как Д. Кон (Kohn, 1980) и Ф. Суллоуей (Sulloway, 1984), точно подметили, что идея изоляции позволила Дарвину разработать новую стратегию для объяснения быстрой эволюции и увеличения числа видов. В конечном итоге идея быстрой мультипликации видов привела его к идее ветвящейся филогении.

Обсуждение Дарвином видообразования путем изоляции имеет место между записями, где он обсуждает кажущееся постоянство египетских животных. Это означает, что это доказательство частично возникло как контраргумент против антиэволюционизма Кювье и Лайеля. В первой записи о роли географической изоляции в эволюции Дарвин ищет доказательства в пользу „нечувствительных изменений”. Убедившись в своей правоте, он аргументирует возможность быстрого видообразования.

Проблему видообразования и филогении Дарвин обсуждал в тесной связи. Прежде всего он рассмотрел видообразование на континентах и островах и искал связи между этими двумя моделями. В процессе поиска связи он создал концепцию ветвящейся филогении. При этом теория генерации все время выступала в качестве унифицирующей темы. Рассмотрим эти вопросы подробнее.

Дарвин предложил две модели происхождения видов: видообразование путем 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 путем 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” (Darwin, 1960a, p. 42).

Главное состоит в том, что Дарвин стремился использовать эти две модели видообразования вместе. Он полагал, что континентальные области являются далеко не полностью непрерывными. Так, еще в Красной записной книжке он писал о Кордильерах как об изолирующих барьерах на континенте Южной Америки. Следовательно, географическая изоляция не есть исключение островов. „Как я уже сказал выше, изолируйте виды и представьте даже незначительное изменение, особенно при некотором изменении в условиях среды, и они, вероятно, будут варьировать быстрее” (Darwin, 1960a, p. 43). В концепции географической изоляции Дарвин нашел

натуралистический (биогеографический) аргумент в пользу быстрого видообразования.

Но хотя он говорил, что изоляция ускоряет создание видов, он никогда не рассматривал изоляцию как фактор, способный образовывать новые виды внезапно. Изоляция, по Дарвину, действует посредством двух эффектов: физическое обособление на островах множества видов и ограничение размножения, что ускоряет процесс кумуляции изменений. Хотя модель островного видообразования была вполне убедительной, а доказательства, почерпнутые из исследований Галапагоса, вполне очевидными, Дарвин имел также хорошие доказательства видообразования без изоляции у континентальных видов (например, южноамериканские страусы; см.: Darwin, 1960a, p. 43).

Стремление слить две модели видообразования свидетельствует о том, что он искал универсальную теорию эволюции. Это слияние лучше всего отражено в дарвиновой метафоре ветвящейся филогении. Поэтому трудно согласиться с Грубером, что идея ветвящейся филогении родилась из островной модели видообразования (см.: Gruber, 1974). Идея увеличения числа видов путем изоляции была скомбинирована Дарвином с прямолинейной моделью видообразования. Этот тезис требует доказательств.

Ключевым моментом для обсуждения связи между видообразованием и филогенией служит знаменитая фраза: „Изменения, как мы видим в пространстве, могли происходить и во времени” (Darwin, 1960a, p. 43). Эта дарвинова идея обосновывается ссылкой на южноамериканских страусов, т. е. на континентальные виды, а не на виды, обитающие на островах. Затем, когда Дарвин пришел к первой из двух диаграмм древа (коралла) жизни, он показал, что ветвление может начаться с одной точки. Еще раньше он особо отметил, что „организованные существа представляют собою древо, нерегулярно ветвящееся” (Darwin, 1960a, p. 43). Именно последние слова Дарвина свидетельствуют о том, что метафора древа жизни представляет собой комбинацию двух моделей видообразования. Прямолинейная модель дает 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. Прежде всего следует отметить, что первые шаги перехода от видообразования к происхождению высших таксонов обсуждались до изображения ветвящейся филогении. Так, например, Дарвин 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” (Darwin, 1960a, p. 42–43). Вслед за этим Дарвин начал конструировать свою концепцию ветвящейся филогении. „Каждое последующее животное ветвится вверх,

ведя к образованию различных типов организации" (Darwin, 1960a, p. 43). И лишь после этих слов он впервые употребил выражение „древо жизни”.

Метафора древа жизни 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. (подробнее см.: Cannon, 1978). С. Кэнон полагает, что здесь нет никаких противоречий, так как идея трансформизма не требовала каких-либо резких отклонений от традиционных концепций. Д. Осповат верно полагает, что альтернативная перспектива появилась у Дарвина лишь после того, как он сформулировал теорию естественного отбора (Ospovat, 1981, p. 59).

4. Возникновение идеи естественного отбора

Историки науки в 70–80-е гг. пришли к единодушному мнению, что чтение труда Т. Мальтуса Дарвином в сентябре–октябре 1838 г. было решающим эпизодом в возникновении идеи естественного отбора. Отечественные биологи также стали утверждать, что „трактовка идей Мальтуса Дарвином очень далека от примитивной трактовки идей Мальтуса... в нашей печати. Мне кажется, что публикация записных книжек Дарвина заставляет вернуться к точному и строгому анализу работы Мальтуса” (Яблоков, 1991, с. 455). Сейчас проявляется огромный интерес к творчеству этого ученого. В 1986 г. в Великобритании вышло 8-томное собрание сочинений Мальтуса. Во вступительной статье к этому изданию Е. Врагли указал, что Мальтус был первым, кто сконструировал всестороннюю социальную науку. Ни один из экономистов прошлого не оказал такого решающего влияния на развитие экономической мысли в XX в., как Мальтус (Malthus, 1986; см. также: Porter, 1987).

О прямом влиянии Мальтуса обычно судят по записям, сделанным Дарвином 28 сентября 1838 г.: „Популяция увеличивается в геометрической прогрессии за гораздо более короткое время, чем 25 лет, — до единственной фразы Мальтуса ни один человек ясно не осознавал этого великого ограничения... Конечная причина — выживание — должно вести к отсортированию надлежащей структуры и адаптации ее к изменениям... Можно сказать, имеется сила., которая старается втиснуть каждый род адаптивных структур в бреши экономии природы или, скорее, формирующая эти бреши посредством выталкивания более слабых” (Darwin, 1967, p. 162–163). Вполне естественно, что исследователи акцентировали внимание на разные стороны высказываний Дарвина. Следует

обратить внимание на следующие слова: „Конечная причина... отсортированных”. Эти слова, по-видимому, отражают веру Дарвина в План Творения. Уже это наводит на мысль о целесообразности анализа формирования всех необходимых предпосылок теории естественного отбора. Требуется также выяснить, „созрели” ли эти предпосылки к сентябрю 1838 г.

С середины 1837 до 1839 г. 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 domestikации. Во Второй записной книжке (февраль—июль 1838 г.) возражения против эволюционной роли сальтаций и монстров черпались Дарвином из материалов по селекции и domestikации. Из этих же источников формировался набор аргументов против взглядов на универсальную роль гибридизации в эволюции (Darwin, 1960b). Вместе с тем, вплоть до открытия естественного отбора и даже позднее, элементы сальтационизма встречаются в записных книжках и других рукописях Дарвина. Нет убедительных доказательств, что к идее случайной вариации Дарвин пришел до открытия идеи естественного отбора или одновременно с ее появлением.

Во Второй записной книжке Дарвина важна и линия рассуждений о роли поведения в эволюции. Он все более настаивал на том, что структурным изменениям часто предшествовали изменения в привычках. Для этих целей также широко использовался материал по domestikации животных.

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 еще не стала частью его теории. 4 октября Дарвин сделал такую запись: „...изменение формы является иногда адаптацией расы к некоторым измененным обстоятельствам” (Darwin, 1960d, p. 160). Этот отрывок звучит как в предмальтусовский период, 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 (см.: Darwin, 1960d, p. 172). Любопытно, что, обсуждая роль случайных вариаций в эволюции, Дарвин использовал сельскохозяйственный материал. Это еще раз подтверждает, что сельскохозяйственный и domestikационный материал сыграл важнейшую роль в формировании новых взглядов Дарвина на изменчивость.

Э. Майр тонко подметил, что из исследований животноводов Дарвин приобрел ряд ценных концепций. „Наиболее важной среди них было подчеркивание индивидуальности каждого члена стада. Это было важнее, чем практика искусственного отбора” (Mayr, 1982,

р. 486). Под воздействием исследований животноводов Дарвин, по мнению Майра, начал переходить от эссенциализма к популяционному мышлению (*ibid.*, р. 493). М. Рьюз обратил внимание на то, что в середине 1838 г. Дарвин читал брошюры по разведению животных, написанные Дж. Себрайтом и Дж. Уилкинсом (Ruse, 1975). Оба автора писали о действии искусственного отбора по аналогии с гибелью животных в природе. Ссылки Дарвина на упомянутые труды во Второй записной книжке дали М. Рьюзу повод для предположения о наличии у него ограниченной концепции естественного отбора. Такой вывод вовсе не противоречит, как считал Рьюз, приверженности Дарвина гипотетико-дедуктивному методу исследования. После того как Дарвин оценил многочисленные эффекты популяционного давления, он создал собственно теорию естественного отбора.

Безусловно, доместикационный материал сыграл важную роль в становлении идеи естественного отбора. Но и Рьюз (Ruse, 1975), и Швебер (Schweber, 1978) слишком форсируют события, стараясь всячески доказать, что Дарвин обладал идеей случайной вариации до чтения Мальтуса. Но и после чтения Мальтуса Дарвин продолжал настаивать на том, что в природе проявляется деятельность Творца через „большую систему законов” (см.: Gruber, 1974, р. 416–419).

Все сказанное ведет к выводу: Дарвин еще не сформулировал четко идею случайной вариации. При отсутствии такой идеи эволюционизм Дарвина по-прежнему уживался с идеей предустановленной гармонии. Отсюда становятся понятными слова 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” (Darwin, 1960d, р. 164). Далее будет показано, что создание теории естественного отбора растянулось у Дарвина на многие годы.

Дарвин читал литературу не только по биологии, селекции и доместикации. В разных источниках он указал, что круг его чтения в 1837–1839 гг. был необычайно широк. Много литературы Дарвин читал по философии, политэкономии, социологии и демографии (У. Уэвелл, Дж. Гершель, Д. Брэстер, О. Конт, У. Дирхэм) и статистике (А. Кэтле). В августе 1838 г. он прочитал обзор Д. Брэстера „Курс позитивной философии Конта”, где имелись ссылки на исследования А. Кэтле (см.: Herbert, 1977). Такого рода материалы могли способствовать концентрации внимания Дарвина на количественных закономерностях в популяциях. „Чтение обзора работ Кэтле помогло Дарвину понять популяционный рост по Мальтусу” (Schweber, 1977, р. 236). Идеи Кэтле были хорошо известны в Англии. В 1833 г. он в очередной раз посетил Кембридж и на встречах с английскими учеными предлагал организовать статистическое общество, которое и было создано в 1834 г. в Лондоне. Кэтле вел активную переписку с У. Уэвеллом. Уэвелл и Дарвин часто встречались в 1837–1839 гг. на заседаниях Геологического общества. Деятельность этого общества существенно отличалась от работы других научных обществ: на его

заседаниях всячески поощрялась дискуссия по теоретическим и философским проблемам (см.: Rudwick, 1963, p. 336).

В это же время Дарвин читал книгу Дуга Стэварта „Жизнь Адама Смита” (Manier, 1978). При чтении он обратил внимание на рассуждения А. Смита об обществе, состоящем из свободных индивидов. Уже здесь был заложен импульс к популяционному мышлению, на важности которого так настаивают М. Гизелин (Ghiselin, 1969) и Э. Майр (Mayr, 1982).

В 30-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, шли дискуссии между К. Уэвеллом и Дж. Стюартом Миллем 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 в противоположность „дедуктивному методу” Аристотеля. Бэкон был родоначальником научной революции, но ведущие английские философы (Гершель, Уэвелл, Миль) понимали, что наука не состоит лишь из индуктивного метода. Почитая Бэкона, английские философы употребляли термин „индуктивный” в смысле „научный”. Для Гершеля и 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 английских 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 (Ghiselin, 1969, 1982; Limoge, 1970; Gale, 1972; Schweber, 1980; Mayr, 1982).

Приведенные материалы свидетельствуют о том, что возникновение идеи естественного отбора происходило в некоем общем контакте или тесном взаимодействии социальной и биологической мысли.

В целом же путь к теории естественного отбора был слишком сложным, чтобы его можно было свести к какому-либо одному фактору, например изучению практики животноводов, прочтению книги Мальтуса или исследованиям по островной биогеографии Галапагоса. Теория естественного отбора не была создана в один прием и в один день.

Майр показал, что теория естественного отбора Дарвина включает по меньшей мере восемь компонентов (факты, логические следствия). И когда речь идет о создании такой теории, то на первое место выдвигается понимание взаимодействия между компонентами (Mayr, 1982).

Теория естественного отбора, по Майру, состоит из трех логических выводов, основанных на пяти фактах, частично заимствованных

из популяционной экологии и отчасти из явлений наследственности (Mayr, 1982, p. 479–480).

1. Все виды обладают высокой потенциальной плодовитостью, и их популяционные размеры могли бы расти по экспоненте, 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.

1-й вывод. Так как больше особей производится, чем может быть поддержано доступными ресурсами, но популяционный размер остается стабильным, то это означает, что здесь должна быть борьба за существование среди особей популяции. В результате выживает только часть особей среди потомства каждого поколения.

Эти факты вытекают из популяционной экологии и ведут к важным заключениям, когда комбинируются с определенными генетическими фактами.

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

5. Большинство из этих вариаций являются наследственными.

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

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

Майр превосходно изложил логическую структуру теории естественного отбора. Однако вряд ли можно согласиться с Майром в том, что такая теория уже содержалась в записных книжках или в других рукописях Дарвина. Логическое „извлечение” Майр, скорее всего, произвел из „Происхождения видов”. В конце 30-х гг. взгляды Дарвина на изменчивость и адаптацию были еще принципиально иными. Как уже отмечалось, трудно поверить, чтобы ученый в один день изменил свое мировоззрение. С новой идеей предстояла еще длительная работа, прежде чем она оформилась в законченную теорию. Когда Дарвин читал Мальтуса, он не сразу отбросил свою веру в совершенную адаптацию и в гармонию природы. Даже в 40-е гг. он сохранил некий теологический контекст в своей теории.

И все же столь быстрое влияние Мальтуса, по-видимому, было продиктовано предшествующей научной деятельностью, характером чтения и размышлениями. Кроме того, в историческом контексте прежде всего нужно учитывать уровень теоретизирования Дарвина в период, связанный с чтением Мальтуса.

Что же конкретно могло дать Дарвину чтение книги Мальтуса

в конце сентября 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, 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.

Понимание эволюции как популяционного процесса требовало революционного сдвига в трактовке многих биологических явлений. Старые понятия, такие, например, как вид, конкуренция, отбор, постепенно стали приобретать совершенно иной смысл. Вот почему хорошо знакомые идеи о сверхплодовитости организмов Дарвин осенью 1838 г. также оценил по-новому.

В современной эволюционной теории и экологии возник ряд дискуссионных проблем, которые могут быть решены лишь при обращении к Дарвину. Э. Майр полагает, что истоки современного популяционного мышления восходят к „молодому” Дарвину, который ввел в круг эволюционных проблем представление об индивидуальной изменчивости организмов. Популяционный подход предполагает рассмотрение организмов с точки зрения генетических различий между ними (Мауг, 1977, 1982). Но сам термин „популяция” и соответственно подход зародился в демографии и статистике. Благодаря Дарвину он был положен в основу популяционной экологии и синэкологии. Таким образом, имеются как бы два популяционных подхода: один – генетико-популяционный, второй – эколого-популяционный. У Дарвина же в 1839 г. оба подхода хорошо уживались, или, точнее, у него был один подход, базирующийся на генетических (индивидуальная изменчивость) и экологических (тенденция к размножению организмов в геометрической прогрессии) предпосылках. В учении о естественном отборе обе предпосылки как бы объединяются.

У Дарвина не было прямых данных о действии естественного отбора в качестве причины эволюции. Так как процесс накопления случайных вариаций требует больших отрезков времени, он искал способы проверки теории. Аналогия между естественным и искусственным отбором в какой-то мере компенсировала отсутствие прямых данных. Искусственный отбор, как и вся деятельность в области domestikации, выполнял роль полигона, на котором шла проверка следствий теории естественного отбора (Мауг, 1982; Галл, 1983). Первое письменное утверждение Дарвина об аналогии между сорто-, порообразованием 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 domestikцированные расы созданы точно так же, как и виды, но последние более совершенны

и процесс создания шел гораздо медленнее" (Darwin, 1960d, p. 167). В „Происхождении видов” порядок изложения идей противоположный. Новая последовательность изложения идей, по мнению Дарвина, позволит лучше понять теорию.

В середине 1839 г. Дарвин читал „Садоводственные труды” (1939б, с. 133). Пометки на полях свидетельствуют о том, что он уже с одинаковым интересом обращал внимание как на изменчивость в условиях domestikации, так и на искусственный отбор (Richardson, 1981).

Использование Дарвином искусственного отбора в качестве модели действия естественного отбора свидетельствует о значимости селекционно-домestikационных исследований в формировании эволюционной биологии. Таким путем удалось положить начало использованию эксперимента в эволюционной биологии. „По современным стандартам Дарвин не может считаться первоклассным экспериментатором, но вряд ли можно отрицать то, что эксперимент составил интегральную часть его научного метода” (Dobzhansky et al., 1977, p. 14).

Подведем некоторые итоги. Весну 1837 г. следует считать кульминационным моментом в переходе Дарвина от креационизма к эволюционизму. Из теоретического освоения научных результатов путешествия Дарвин прежде всего формировал нестандартные эволюционные доказательства. Нет надежных данных о том, что его путь к идее эволюции был связан с изучением какой-то одной или нескольких конкретных групп животных во время путешествия или позднее (вымершие неполнозубые Южной Америки или вьюрки Галапагоса). Так, например, Дарвин не знал об адаптивной природе различий в размерах клюва у вьюрков. 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 мес. Этот короткий период характеризуется необычайно высокой творческой активностью. Путь к естественному отбору не был прямолинейным и не совпадает с порядком изложения этой концепции в „Происхождении видов” или в современных монографиях и учебниках. Прежде чем стать селекционистом, Дарвин как бы прошел путь сальтациониста и механоламаркиста. На самом же деле смена концепций была еще более сложной, и каждая из них включала идеи, которые сейчас кажутся логически несовместимыми. К лету–осени 1838 г. Дарвин развил критику сальтационизма и механоламаркизма и как будто остался без какой-либо руководящей идеи. Разочарование в ранних идеях в итоге завершилось пониманием важнейшей роли естественного отбора. Процесс шел 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 креационистами. Дарвин опирался

на доказательства, которые были хорошо известны его современникам. Оуэн, Гулд и другие 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 как гармонизированная система создана Богом при помощи целесообразных законов. Эта вера в свое время была исключительно полезной и оказала широкое влияние на натуралистов XIX в. Но в отличие от современников Дарвин полагал, что эволюция — это факт и она выполняет функцию поддержания порядка и гармонии, возникших в результате творения. Антиэволюционные, теологические представления сыграли ключевую роль в определении путей теоретизирования Дарвина в области эволюции.

Более того, даже первая версия идеи естественного отбора возникла в качестве объяснения механизма 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. 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. Окруженный крупнейшими учеными с традиционными взглядами, Дарвин оставался интеллектуально независимым.

Глава II

ТРЕХЛИМИТНАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ С ЭЛЕМЕНТАМИ ПУНКТУАЛИЗМА И САЛЬГАЦИОНИЗМА

В записных книжках Ч. Дарвина эволюционные идеи изложены в виде отдельных размышлений и заметок. „В июне 1842 г. я впервые решил 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” (Дарвин, 1959в, с. 228). Структуры „Скетча 1842 г.” и „Очерка 1844 г.” очень сходны и состоят из двух частей. Первая посвящена теории естественного отбора, а вторая – доктрине общности происхождения.

Дарвин никогда не предпринимал попыток опубликовать „Очерк 1844 г.”. Однако 5 июля 1844 г. он написал длинное письмо жене Эмме Дарвин, в котором обсудил судьбу очерка в случае внезапной смерти. Он писал: „Моя теория верна, и если бы она была принята хотя бы одним из компетентных судей, то это означало бы значительный шаг в науке” (Darwin, 1987, р. 43–44). В этом письме он тщательно анализировал научные возможности редакторов издания, отмечая достоинства и недостатки каждого (Ч. Лайель, Дж. Хенслоу, Дж. Хукер, Э. Форбз и др.). Дарвин настаивал на том, что редактор должен быть как геологом, так и натуралистом (биологом). В итоге лучшим редактором был назван Лайель. По-видимому, ощущая некоторую незавершенность труда, Дарвин просил жену передать будущему редактору 8–10 папок с записями и выписками по проблеме происхождения видов, что, по его мнению, поможет в работе. „Очерк 1844 г.” так и не был опубликован при его жизни.

В 1909 г. Фрэнсис Дарвин (сын 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., которая содержалась в первом издании (Darwin, Wallace, 1958). К новому изданию была лишь добавлена вступительная статья Г. де Бира. В комментарии Ф. Дарвина и во вступительной статье де Бира четко проводится мысль, что между идеями, высказанными Дарвином в 40-е гг., и концептуальной структурой „Происхождения видов” существует самая тесная преемственность. Авторы также отметили идейное сходство между рукописями Дарвина 40-х гг. и статьей Уоллеса 1858 г., что позволило сделать вывод о приоритете

Дарвина. Из комментария Ф. Дарвина следует, 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.

На разных этапах изучения наследия великих ученых возникают новые задачи. В начальный период изучения творчества Дарвина важно было выявить связь и преемственность идей на протяжении многолетней работы по созданию теории эволюции. Эта задача успешно выполнена несколькими поколениями биологов и историков науки. Теперь возникла иная задача: установить не только сходство, но и различия в идеях, которые развивались Дарвином на разных этапах научного творчества. „Очерк 1844 г.” – важный этап на пути к созданию „Происхождения видов”. Но эволюционная концепция Дарвина 40-х гг. вовсе не тождественна той теории, которая известна читателю по „Происхождению видов”.

В этот период деятельности концепция Дарвина включала ряд кардинальных положений, которые позднее были существенно модифицированы или от которых он 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 четкие пределы; 3) размеры эволюции адаптаций строго лимитированы рамками совершенной адаптации.

В целом же эволюционный процесс мыслился как пунктуалистский, т. е. периоды эволюции видов сменялись периодами их длительной стабильности. Периодические геологические изменения (поднятие и опускание материков) выступают в качестве главных инициаторов эволюционного процесса, т. е. абиотическим факторам Дарвин отводил большую роль в эволюции по сравнению с биотическими отношениями. Он не был ортодоксальным градуалистом еще и потому, что признавал возможность скачкообразного видообразования. Такая сложная и необычная структура концепции Дарвина 40-х гг. заслуживает особого анализа, который может способствовать лучшему пониманию истоков современных дискуссий в эволюционной биологии вокруг прерывистого равновесия.

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

1. Вариация и эволюция

После того как Дарвин стал селекционистом, он начал утверждать, что процесс воспроизведения сам по себе не создает новые адаптации. В процессе размножения возникают случайные вариации, на которые и действует естественный отбор. Дарвин продолжал

верить и в то, что потомство, слабо отличающееся от родителей, создается только тогда, когда репродуктивная система находится под влиянием внешних перемен.

В трудах 1842 и 1844 гг. Дарвин утверждал, что перемены в условиях существования являются главной причиной возникновения вариаций как в условиях domestikации, так и в естественных условиях. Вначале он рассмотрел проблему вариаций в условиях domestikации. Это связано с тем, что „наиболее благоприятные условия для вариации представляет разведение органических существ в течение многих поколений при domestikации” (Дарвин, 1939б, с. 117). Далее он показал, что „взрослые организмы в течение жизни изменяются и эти вариации могут передаваться по наследству”. „Таким образом, у животных величина и сила тела, отложения жира, период зрелости, телесные привычки или координированные движения, склад ума и характера изменяются или приобретаются в течение жизни особи и становятся наследственными” (там же). Пища и климат также вызывают иногда вариации в цвете и в строении внешних покровов, но Дарвин прямо пишет: „Наследуются ли эти особенности, приобретенные таким образом в течение индивидуальной жизни, я не знаю” (там же).

Подобные „вариации, появляющиеся таким образом в течение жизни отдельных животных и растений, крайне редки сравнительно с врожденными или теми, которые появляются вскоре после рождения” (там же, с. 118). Среди этих вариаций очень мало тех, которые затрагивают внутреннее строение организмов. Причину врожденных вариаций он видит в кумулирующих эффектах перемен, происшедших в естественных условиях или при domestikации, частично связанных с характером пищи. Перемены в условиях воздействуют не прямо на организм, но на его воспроизводительную систему. „У органических существ значительные изменения естественных условий жизни действуют на воспроизводительную систему” (там же, с. 120). В итоге организация зародыша становится пластичной и возникают вариации.

В дикой природе, по Дарвину, существует малый запас вариаций, поэтому натуралисты о них редко упоминают. Этот традиционный взгляд на изменчивость Дарвин принял безоговорочно. И по этой причине для Дарвина так важен был domestikационный материал, по аналогии с которым он строил свою теорию изменчивости в дикой природе. Если изменчивость растений и животных в условиях domestikации вызывается переменами в условиях существования, то и в дикой природе должны существовать определенные причины вариации. „Сама по себе domestikация 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” (там же, с. 132).

В 50-е гг. Дарвин пришел 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 условиях существования. В 1844 г. взгляды Дарвина были совершенно иными. Индивидуальные различия вызываются небольшими средовыми изменениями. В результате скрещивания эти изменения сливаются и тем самым они не пригодны для адаптации. Дарвин также сомневался в наследственном характере большинства индивидуальных различий, а самое главное — они затрагивают лишь „величину, цвет и наружные менее важные части” (там же). 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 кратко сказать о концепциях, доминировавших среди современников. Концепция типов и принцип корреляций Кювье пользовались широкой популярностью и были главными аргументами против трансформизма (подробнее см.: Coleman, 1962). Из принципа корреляций Кювье сделал вывод о существовании фундаментальных запретов на возникновение множества разнообразных вариаций. Именно он предпринял попытку свести вариации к лимитам. Из факта целостной гармонии организма было признано, что существуют главные и второстепенные органы. Отсюда следовал вывод, что вариации затрагивают лишь внешние второстепенные органы. Вместе с тем Кювье признавал факт существования множества индивидуальных различий. Но все они имеют весьма слабое функциональное значение, так как возникают и исчезают при небольших средовых флюктуациях. Идеи Кювье о лимитах вариаций были поддержаны Л. Агассицом, Р. Оуэном и другими известными натуралистами.

Теперь ясны источники взглядов Дарвина на вариацию, и в особенности на индивидуальные различия. Поэтому вряд ли можно согласиться с П. Бовле в том, что уже в 1844 г. Дарвин признавал индивидуальные различия в качестве основного материала, с которым работает естественный отбор (Bowler, 1974). Бовле игнорирует предысторию проблемы индивидуальных различий, а без нее нельзя понять структуру дарвиновского аргумента.

Разумеется, основные усилия Дарвин направил на поиск вариаций, которые затрагивают „любую часть тела”. Такие вариации возникают в результате действия геологических причин и миграции. „Предположим, что какой-нибудь организм вследствие случайности (которая едва ли повторяется в 1000 лет) попадает на новый вулканический остров, находящийся в процессе образования и еще не вполне заселенный наиболее соответствующими организмами; новый организм может легко укрепиться, хотя внешние условия значительно разнятся от условий его родины. Эта перемена, как мы можем ожидать, должна отразиться в некоторой незначительной степени на его

размерах, окраске, характере покрова и т. д., а вследствие необъяснимых влияний даже на некоторых частях и органах тела. Но мы можем далее ожидать (и это гораздо более важно), 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 неопределенные отклонения от типичной формы" (Дарвин, 1939б, с. 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 переменой условий" (там же).

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 деятельности естественного отбора. Отсюда еще раз становится понятным утверждение: „Большинство органических существ в естественном состоянии варьирует чрезвычайно мало" (там же, с. 131).

Такой взгляд на природу эволюционно значимых вариаций был одной из причин, породившей своеобразную пунктуалистскую модель эволюции. В „Скетче 1842 г." эволюционный процесс трактовался Дарвином как ответная реакция на геолого-климатические изменения (Дарвин, 1939а, с. 91). В „Очерке 1844 г." сохранен такой же 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 в 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 продолжил поиск более фундаментального закона, который регулировал бы лимиты и частоту вариаций. Таким законом, возможно, станет закон совершенной адаптации.

2. Экономия природы, совершенная адаптация и естественный отбор

В 40-е гг. Дарвин все еще верил в совершенную адаптацию. Он также молчаливо принял основные положения старой 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.

Об этом однозначно свидетельствуют рукописные заметки и публикации Дарвина 30–40-х гг. Перечитывая 5-е издание „Принципов геологии” Лайеля, Дарвин еще в 1837 г. ответил на риторический вопрос автора. Вопрос Лайеля звучал так: если эволюция создает высшие формы из более простых, то почему в природе существует так много более простых организмов? „Это происходит потому, что имеются местности, которые более пригодны для простейших организмов. По этой причине они остаются простыми” (цит. по: Stauffer, 1960, p. 237). Перечитывая Лайеля, Дарвин нигде не высказался о своем понимании стадии или местности. Аналогичную позицию Дарвин занимал и в 1841 г., когда анализировал географическое распространение трех видов дроздов-пересмешников, обитающих на Галапагосских островах. „Местообитания этих трех видов являются сходными, и они, очевидно, замещают друг друга в экономии природы” (Darwin, 1841, p. 64).

В 1844 г. концепция „места” Дарвина все еще была геологической. Когда он писал об адаптации организмов к условиям существования, то прежде всего имел в виду физические условия. Старая „лимитная” концепция экономии природы хорошо уживалась в мышлении Дарвина с верой в совершенную (лимитную) адаптацию.

В „Очерках 1844 г.” имеется несколько линий доказательств того, что он рассматривал совершенную адаптацию как обычное явление в природе. Если нет перемен во внешних условиях, то, по Дарвину, организмы являются совершенно адаптированными к условиям жизни (Дарвин, 1939б, с. 195–196). Этот вопрос более подробно будет рассмотрен в следующем параграфе, так как он тесно связан с взглядами Дарвина на видообразование.

Вторая линия доказательств идет из описания Дарвином механизмов действия естественного отбора. После чтения Мальтуса он сделал запись, которая хранится в его архиве. „Моя теория объясняет то, почему все органические существа совершенно адаптированы ко всем ситуациям, где, в соответствии с определенными законами, они могут жить” (цит. по: Gruber, 1974, p. 417). Дарвин сравнил механизм действия отбора, производимого человеком, и естественного отбора. „Человек отбирает главным образом на глаз и неспособен проникать в ход каждого сосуда и нерва, или форму костей, или в то, соответствует ли внутренняя структура наружной форме... Он плохо судит, непостоянен, и ни он сам, ни его наследники не будут производить

отбор точно для одной и той же цели в течение сотен поколений... Он отбирает то, что полезно для него, а не то, что лучше адаптировано к тем условиям, в которые он ставит каждую разновидность... Он часто начинает свой отбор со спорты, которая значительно отличается от родительской формы" (Дарвин, 1939б, с. 139). Совершенно иначе действует естественный отбор. „Отбираемые разновидности только очень слабо отличаются от родительских форм; условия остаются постоянными в течение долгих периодов и изменяются медленно; скрещивания редки; отбор суров и неизбежен и продолжается в течение многих поколений; отбор осуществляется только тогда, когда новая форма лучше приспособлена к условиям, чем родительская; сила отбора работает неуклонно и неустанно в течение тысячелетий, адаптируя форму к этим условиям" (там же). Далее Дарвин отметил, что силы отбора действуют как на внутренние, так и на внешние структуры. В итоге каждая часть строения будет пригодна для того места в природе, которое занимает организм. Естественные средства отбора создают организмы, совершенно адаптированные к внешним условиям.

Идея дифференциальной адаптивности вариаций была совместима с идеей совершенной адаптации вида.

В теории Дарвина 1844 г. допускается, что некоторые варьирующие особи при изменившихся условиях будут лучше адаптированными, чем другие, включая и родительскую форму. Но виды, как конечный продукт отбора, являются не просто стабильными, но совершенно адаптированными. Естественный отбор дал Дарвину новое объяснение происхождения адаптаций, но лишь после 1844 г. он пришел к принципиально новой идее – относительной адаптации. В „Происхождении видов" идея относительной адаптированности вида понимается так, что каждый вид лишь сравнительно хорошо адаптирован по сравнению с конкурентами. Вот почему „естественный отбор не будет производить абсолютное совершенство" (Darwin, 1859, p. 202).

Концепция совершенной адаптации существенно повлияла на теории вариации и естественного отбора. Еще в 1839 г. Дарвин четко сформулировал связь между совершенной адаптацией и изменчивостью. Эта связь всячески подчеркивалась им и после 1844 г.

В декабре 1838 г. он писал: „Недоместицированное животное является совершенно адаптированным к внешним условиям" (Darwin, 1960a, p. 71). Другой отрывок из Четвертой записной книжки, написанной в марте 1839 г., еще ярче выявляет связь между совершенной адаптацией и изменчивостью. Этот отрывок был вырезан Дарвином из записной книжки при подготовке „Происхождения видов". „В месте, где любой вид наиболее часто встречается, мы не видим потребности для изменения, так как особи показывают совершенную адаптацию... Доместицированные животные склонны варьировать" (Darwin, 1967, p. 122). В заметке, датированной июлем 1846 г., Дарвин писал: „Когда новая форма интродуцирована на остров, она

не должна быть совершенно адаптированной, иначе она не будет варьировать" (цит. по: Osrovat, 1981, p. 83).

Итак, теория Дарвина 40-х гг. была построена на трехлимитных основаниях. Каким же образом старые и по своей сути антиэволюционные воззрения уживались с эволюционизмом Дарвина? Для ответа требуется изложение концепции в целом, при этом необходимо обратить внимание на взаимодействие рассмотренных компонентов.

Из идеи о сверхплодовитости организмов Дарвин вывел два принципиально разных следствия. При постоянстве внешних условий поддерживается равновесие между видами. Если же среда обитания организмов будет постоянно изменяться, то нарушится приспособленность организмов и потребуются эволюционные изменения, чтобы ее восстановить. Суть воззрений Дарвина хорошо выражена следующими словами, из которых также ясно следует, что создание новых стадий детерминировано геолого-географическими изменениями. „Допустим, что внешние условия страны изменяются (образуя новые стадии) ... В таком случае первоначальные обитатели будут уже не столь совершенно приспособлены (разрядка моя. — Я. Г.) к изменившимся условиям, как прежде..." (Дарвин, 1939б, с. 137).

То, что изменения в абиотических факторах выступают в качестве первичной причины эволюции, хорошо видно и из взглядов Дарвина на изменчивость и адаптацию. При постоянстве внешних условий наследственная изменчивость становится лишним грузом, так как виды в совершенстве приспособлены к среде обитания. Изменчивость может „испортить" совершенное. Совершенное нельзя совершенствовать. Лишь геологические процессы или расселение вида в новые регионы воздействуют на репродуктивные системы, и виды начинают варьировать. Так возникает наследственная изменчивость. Она может затронуть любую часть организма и идет в разных направлениях (там же, с. 133). Возникают благоприятные условия для действия естественного отбора, так как носители изменений будут в разной степени приспособлены к меняющимся условиям среды. Естественный отбор будет работать до тех пор, пока формы не станут настолько совершенно приспособленными к новым условиям, насколько это позволяет их наследственная основа.

В „Очерке 1844 г." Дарвин часто упоминает о борьбе и конкуренции между видами. Более того, у него „вспыхнула" мысль об относительной приспособленности видов. „Можно заметить, что все организмы, обитающие в какой-либо стране, не вполне приспособлены к ней. Под этим выражением «не вполне приспособлены» я понимаю только то, что некоторые другие организмы могут оказаться вообще лучше приспособленными к данной стране, чем некоторые из ее туземных обитателей" (там же, с. 172). Далее Дарвин привел много примеров. Все они касаются перестройки флор и фаун в результате удачной миграции организмов, интродукции или случайного ввоза растений и животных человеком. Он вспомнил и о сведениях, полученных еще во время путешествия, которые были опубликованы

в 1839 г. в „Дневнике изысканий”. Мы знаем, что европейская мышь вытесняет новозеландскую, подобно норвежской крысе, вытесняющей старый английский вид в Англии” (там же). Затем в этом же абзаце Дарвин провел аналогию между изменениями в составе флор и фаун в результате инвазии и геологическими изменениями и сделал обычный для себя вывод: „... геолог легко поймет, что если даже все организмы в какой-либо стране первоначально были к ней наилучше приспособлены, то это едва ли могло бы продолжаться в течение последующих веков...” (там же).

В 1844 г. Дарвин трактовал межвидовую борьбу лишь как причину географического распространения видов. Процессы межвидовой борьбы мыслились Дарвином еще как бы типологически в духе своих предшественников. Вместе с тем Дарвин уже был эволюционистом, поэтому в его рассуждениях и проскользнула идея об относительной приспособленности видов. Однако еще не пришло время превратить новую идею в устойчивый и важнейший теоретический принцип. Для этого требовалось радикально изменить взгляды на природу эволюционного процесса. Из-за того, что в теории Дарвина эволюционный процесс зависел от изменений в абиотических факторах, межвидовая борьба еще не стала постоянной причиной естественного отбора, совершенствования адаптаций и дивергенции. Эти идеи появились значительно позднее и привели к коренным преобразованиям теории. Вот почему в „Очерке 1844 г.” еще нет специальной главы, посвященной борьбе за существование. Появление такой главы в „Естественном отборе” и в „Происхождении видов” означало признание Дарвином важнейшей роли биотических отношений не только в географическом распространении видов, но и в качестве самостоятельных факторов естественного отбора. Сами взгляды Дарвина на естественный отбор должны были претерпеть эволюцию.

Каким же образом типологическая трактовка межвидовых отношений уживалась в уме Дарвина с популяционным пониманием внутривидовых процессов? В конце 1838 г. у Дарвина зародилась идея конкуренции между индивидами, которая выявляет разную степень приспособленности наследственно различающихся особей. Однако идея о разной степени адаптированности организмов внутри популяции при изменении во внешних условиях вовсе не тождественна идее об относительной приспособленности видов. При длительных геолого-географических изменениях естественный отбор благоприятствует самым лучшим вариантам, создавая виды, в совершенстве приспособленные к среде. В фазе геологических изменений „вследствие борьбы, которую каждая особь (или ее родители) ведет, добывая себе средства к существованию, малейшие изменения в строении, привычках или инстинктах, лучше приспособляющие эту особь к новым условиям, скажутся на ее силе и здоровье. Она будет иметь больше шансов выжить в борьбе, и те из ее потомков, которые унаследуют (это) изменение, как бы ничтожно оно ни было, также будут иметь больше шансов выжить” (Дарвин, 1939б, с. 137). Дарвин прежде всего

ссылается на внутривидовую борьбу. Допустим, что он не исключал и действие других биотических факторов в качестве агентов естественного отбора. Однако не следует забывать, что геолого-географические изменения выступают первичными детерминантами и „контролерами” эволюции.

Именно геологические изменения вызывают вспышку наследственных изменений у многих видов. Происходит массовое видообразование. В нестабильной фазе может возникнуть больше видов, чем число мест в эконии природы, поэтому между видами начнется борьба. В ней выживут виды, в совершенстве приспособленные к среде. Межвидовая борьба поддерживает баланс и гармонию природы.

Таким образом, Дарвин создал своеобразную „пунктуалистскую” модель эволюции. Его трактовка межвидовой борьбы очень напоминает современную идею видоового отбора, сформулированного в рамках концепции прерывистого равновесия (см.: Stanley, 1979).

Среди историков биологии существуют разногласия по вопросу о том, достиг ли Дарвин в конце 30-х и в 40-е гг. той концепции естественного отбора, которая изложена в „Происхождении видов”, или его взгляды претерпели радикальные изменения? Так, например, Г. де Бир утверждал, что уже в эти годы Дарвин развил идею об относительной адаптации и свою концепцию борьбы за существование, а также представления о дивергенции (de Beer, 1962). При этом де Бир ссылается на примеры межвидовой борьбы, взятые из записных книжек и „Очерка 1844 г.”. Точка зрения де Бира поддержана многими историками науки (Limoge, 1970; Рубайлова, 1981). В этой связи также часто цитируется отрывок из письма Дарвина к Гукеру, которое датировано 1844 г.: „Я пришел к заключению, что распространение и численность органических существ любой страны меньше зависит от внешних обстоятельств и больше от числа форм, которые здесь возникли” (Darwin, 1887b, p. 28). Дарвин писал со всей очевидностью о важности биотических отношений лишь в географическом распространении видов. Возможно, он не исключал их эволюционную роль. Однако текст „Происхождения видов” однозначно свидетельствует о том, что значительно позднее он фактически создал более зрелую концепцию. Одоблив старые экологические и генетические идеи, Дарвин был просто не способен вывести принцип дивергенции.

Д. Кон пошел еще дальше. По его мнению, после „мальтусового эпизода” Дарвин заменил идею совершенной адаптации представлениями об относительной адаптации и тем самым разрушил взгляд на мир как на царство гармонии (Kohn, 1980, p. 105). По сути дела Кон поддержал точку зрения Майра (Mayr, 1964, p. XVII). При таком подходе, как уже отмечалось, смешивается идея адаптации вида в целом и концепция дифференциальной адаптивности внутривидовых

вариантов. Что же касается идеи гармонии природы, то этот вопрос представляется значительно более сложным. В 30-е гг. Дарвин рассматривал законы природы как предписанные Творцом, и поэтому в природе господствует Гармония. В 40-е гг. Гармония и Баланс природы трактуются Дарвином как результат эволюционного процесса. Он вовсе не рассматривал вопрос о том, являются ли законы эволюции результатом деятельности Бога. Правда, в период работы над „Естественным отбором“ он написал: „Естественный отбор является одним из законов, предписанных Богом, чтобы управлять Универсумом“ (Darwin, 1975, p. 224).

Д. Осват занял прямо противоположную точку зрения (Osrovat, 1981). Он утверждал, что эволюционизм Дарвина 40-х гг. всецело развивался в рамках старых идей естественной теологии. По мнению историка науки, об этом говорит сам факт принятия Дарвином идеи совершенной адаптации (Osrovat, 1981, p. 84–86). Однозначно ответить на поставленный вопрос трудно.

Думается, что между концепциями теологов и дарвиновой концепцией совершенной адаптации имеются принципиальные различия. Дарвинова концепция по существу является концепцией лимитной адаптации. Совершенство организмов лимитировано общими законами (например, законы наследственности). Уже в Первой записной книжке Дарвин искал антитеологические аргументы и эту линию продолжил в „Очерке 1844 г.". Например, обсуждая географическое распространение видов, он показал, что этот процесс нельзя объяснить телеологически, т. е. в терминах адаптаций организмов к внешним условиям (Дарвин, 1939б, с. 182).

Как было показано, Дарвин действительно одобрил ряд идей из старой концепции экономии природы и пользовался языком, характерным для естественной теологии. Однако старые понятия он начал наполнять эволюционным содержанием. В отличие от У. Пейли и Ч. Лайеля Дарвин писал о естественном происхождении адаптаций. Правда, когда он писал о малой величине внутривидовой изменчивости, существующей при стабильных условиях, то, быть может, и в неявной форме допускалась идея о регуляции величины изменчивости совершенной адаптацией. В итоге Дарвин столкнулся с трудностями, когда пытался объяснить механизмы действия естественного отбора. Практика искусственного отбора свидетельствовала о возможности создания новых форм на основе накопления полезных внешних изменений. Человек при помощи искусственного отбора создает новые сорта и породы, но не виды. Основное решение вопроса Дарвин видел в том, что естественные средства отбора действуют в течение значительно больших периодов и тем самым способны создать более глубокие и более совершенные адаптации к условиям существования. Однако что-то Дарвина не полностью устраивало в принятом объяснении. По-видимому, он не доверял естественным средствам отбора крайне редких и гипотетичных вариаций. Он привлек вспомогательную гипотезу в виде Существа, отбирающего значи-

тельно тоньше, чем человек (там же, с. 133–134). Вездесущее и всевидящее Существо способно заглянуть внутрь организмов и произвести отбор функционально значимых внутренних изменений. Именно эта линия рассуждений Дарвина прямо свидетельствует о том, что он еще не порвал окончательно со старыми телеологическими идеями. Думается, что трехлимитная концепция Дарвина прямо толкала его к введению Творца в структуру научной теории.

Эволюционная концепция Дарвина 40-х гг. была как бы переходной, она во многом зависела от его генетических и экологических воззрений. Хотя он имел в своем научном багаже ряд популяционно-генетических и популяционно-экологических идей, они еще не были распространены на область межвидовых отношений. Популяционная экология Дарвина 40-х гг. была еще аутэкологической, поскольку абиотические факторы выступали детерминантами внутривидовых процессов. В силу этого абиотические факторы ранжировались выше биотических отношений в эволюционном процессе. Такую теорию естественного отбора можно назвать аутэкологическим селекционизмом. Аутэкологическая концепция естественного отбора во многом определила решение Дарвином таких фундаментальных проблем, как видообразование и происхождение надвидовых таксонов.

3. Географическая изоляция и видообразование

Исходное положение теории Дарвина об органической эволюции как ответной реакции на геолого-географические изменения, естественно, необходимо было конкретизировать и воплотить в реальную концепцию видообразования. Требовалось выявить самые глубокие, или, по словам Дарвина, геолого-географические изменения первого порядка, которые выступали инициаторами видообразования. Геологический опыт Дарвина помог выдвинуть вполне законченную гипотезу.

Геология дает право на заключение, что наличие периодов опускания и поднятия материков выступает первичными причинами постепенного видообразования и вымирания видов (Дарвин, 1939б, с. 195–196). Дарвин не знал точно, в какой фазе геологических изменений процессы видообразования происходят наиболее интенсивно. Когда он анализировал процессы видообразования во времени, акцентируя внимание на трудностях захоронения вымерших видов, то писал, что во время опускания суши сокращается число стадий на континенте и это ведет к вымиранию многих наземных видов. „Что касается прибрежных обитателей, то во время превращения материка в большой (разрядка Дарвина) архипелаг число стадий, годных для морских существ, увеличивается... Во время поднятия небольшого архипелага и его превращения в материк число стадий

увеличивается и пока эти станции еще не вполне заняты в совершенстве приспособленными видами (разрядка моя. — Я. Г.), до тех пор мы имеем наиболее благоприятные условия для отбора новых видовых форм как водных, так и наземных организмов” (Дарвин, 1939б, с. 195).

Однако далее Дарвин усомнился в принятом заключении и отметил, что современное состояние знаний и медленность геологических процессов не позволяют решить вопрос „имеется ли больше переходных форм или «истинных» видов (как натуралисты их называют) на поднимающейся и увеличивающейся области суши, чем на опускающейся” (там же, с. 196). Анализируя вид в пространстве и сравнивая флоры и фауны континентов и островов, Дарвин писал: „Я не знаю также, имеется ли больше «истинных» видов на изолированных вулканических островах, находящихся в процессе видообразования, чем на материке; но я замечу, что на Галапагосском архипелаге есть значительное количество форм, которые, согласно одним натуралистам, являются истинными видами, а согласно другим — только расами; в особенности это относится к разным видам или расам одного и того же рода, обитающим на разных островах этого архипелага” (там же).

Другие источники также свидетельствуют о том, что в том же 1844 г. Дарвин пришел к заключению, что в фазе „архипелага” (при поднятии или опускании суши) складываются наиболее благоприятные условия для процессов видообразования. В письме к Дж. Гукеру он писал: „По отношению к естественному творению или созданию новых форм я говорил, что изоляция, — по-видимому, главный элемент. Следовательно, по отношению к наземным обитателям необходимо иметь в виду путь страны, каким в последние геологические периоды суша подразделялась и превращалась в острова. В этот период и создавалось более всего форм” (Darwin, 1887b, p. 28).

Чередование геологических процессов в конечном счете является причиной смены фаз видообразования и стабильности видов. В длительной континентальной фазе виды, как правило, являются стабильными и в совершенстве приспособленными к среде.

Если геолого-географические изменения воздействуют на процессы видообразования посредством изменения числа станций, то и среди ныне действующих факторов можно выявить такие, которые можно было бы рассматривать в качестве аналогов причин, действовавших в прошлом. Процессы горообразования, возникновения морских и речных преград хотя и являются преградами второго порядка, их действие во многом напоминает действие „первоначальных причин” (Дарвин, 1939б, с. 173). Всевозможные преграды разрывают сплошные материковые ареалы, и образуются поселения, географически изолированные от родительских видов. Следовательно, в географической изоляции запечатлено действие геолого-географических процессов, протекавших в течение больших отрезков времени. Расселение вида в новые и незанятые местообитания, как

и в случае геологических изменений, при стечении благоприятных обстоятельств может „запустить” процесс видообразования.

В 40-е гг. Дарвин пришел к идее о важности географической изоляции в видообразовании в связи с выявлением путей воздействия геолого-географических изменений на эволюцию. Логика Дарвина очень четко видна в его письме к Дж. Гукеру 1844 г. „Заключение, к которому я пришел, состоит в том, что ареалы многочисленных видов часто разрываются и изолированы от других ареалов. Они объединяются и снова разъединяются... Я не могу остановиться подробнее на этом вопросе, но самое общее заключение, к которому я пришел, состоит в том, что географическое распространение видов всех органических существ, мне кажется, указывает на то, что изоляция является главным спутником или причиной появления новых форм. (Я хорошо понимаю, что здесь имеются исключения)” (Darwin, 1887b, p. 28–29).

Из письма Дарвина к Гукеру также хорошо видно, что биогеографический подход к изучению процессов видообразования был стимулирован геологией. Все те трудности, которые возникают при желании изучить процесс видообразования, протекающий в масштабах геологического времени, можно преодолеть на основе сравнительно-биогеографических исследований видов в пространстве. Биогеографические исследования способны давать надежную информацию не только об исторических путях расселения видов, но и об их образовании. „Дарвин и Уоллес выдвинули принципиально иной подход к изучению проблемы происхождения видов по сравнению с их предшественниками. Вместо сравнения таксонов во временном измерении они сравнивали современные таксоны в географическом измерении, т. е. они сравнивали популяции и виды, которые географически замещают друг друга” (Maug, 1982, p. 411).

При анализе биогеографических областей Дарвин обратил внимание на различия фаун и флор континентов (1939b, с. 171–175). В свою очередь на каждом континенте имеются преграды второго порядка (горы, пустыни, реки), которые влияют на формирование подобластей. „Преграды разделяют разные группы видов, хотя по противоположным сторонам такой преграды может быть почти одинаковый климат и почти полное сходство в других отношениях; таковы условия по обе стороны чилийских Кордильер и в меньшей степени по обе стороны Скалистых гор” (там же, с. 174). Анализ географического распространения видов на континентах дал Дарвину важные доказательства теории общности происхождения и реальности эволюции. Дарвин также показал, что флоры и фауны биогеографических областей и подобластей формировались в условиях длительной географической изоляции, т. е. в силу действия преград первого и второго порядков.

Однако очень трудно изучить сам процесс видообразования на континентах. Большинство континентальных видов образовалось давно, поэтому невозможно выявить действие первичных прегра-

в качестве причин видообразования. Современное распространение видов сильно отличается от „рисунка“, какой был в период образования видов. „Углубляясь в прошлое, мы видим, что географическое распространение органических существ в прошлом отличалось от настоящего“ (там же, с. 187).

Дарвин несколько раз сам себе задает вопрос: что случается в случае разрушения преград? (там же, с. 172–175). Он отказался от общего ответа, но общие итоги виделись ему так: разрушение преград второго порядка на континентах приведет к контакту ранее изолированных флор и фаун. Вспыхнет борьба между видами, которая приведет к новому „биогеографическому“ порядку, и тем самым будет затмнен первоначальный характер распространения видов, сложившийся в процессе их возникновения.

Синтез геологических и биологических идей привел Дарвина к выводу, что острова и архипелаги являются наиболее удобными объектами для изучения процессов видообразования. Галапагосские острова представляют особый интерес по ряду соображений. Геологический возраст островов невелик по сравнению с материком Южной Америки, и населяющие его виды также являются сравнительно молодыми. Хорошо известно, что флора и фауна Галапагосских островов – южноамериканского происхождения. Наконец, факт эндемичности фауны островов говорит о недавнем и массовом видообразовании.

Несмотря на сходство островов в климате и высоте над уровнем моря, „некоторые из островов населены каждый особыми видами“ (там же, с. 176). Географическая изоляция была тем фактором, который благоприятствовал видообразованию. „Как удивительно, что два или три близко сходных, но все-таки отличающихся друг от друга вида дрозда-пересмешника могли возникнуть на трех соседних и абсолютно сходных островах... Это различие в организмах разных островов, может быть, частично объясняется глубиной моря между ними, которая показывает, что они не были соединены в течение недавних геологических периодов“ (там же). Позднее Дарвин достигнет более полного объяснения, связанного с признанием важной эволюционной роли биотических отношений. Становится понятным, почему Дарвин не упоминает о вьюрках, а охотно цитирует пример с дроздами-пересмешниками, у которых каждый вид обитает на отдельном острове. У вьюрков же широко распространено явление симпатрии: на маленьких центральных островах встречается несколько близкородственных видов.

Однако и позднее Дарвин не сможет объяснить случаи симпатрии на островах. В 1844 г. он видел причину симпатрического сосуществования видов на континентах в том, что большие изолированные участки суши соединяются вновь, образуя континент, и случайно может произойти перекрывание ареалов у близкородственных видов. Симпатрия – явление временное. Один из близкородственных видов в конце концов будет вытеснен. Это может нарушить постепенный

и ступенчатый (градуальный) характер расположения видов в роде и породить мнение о внезапном возникновении видов. На самом деле многие зарождающиеся виды не могут выдержать борьбу и найти место в экономии природы.

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. Медленные геологические и климатические изменения часто происходят без образования географических изолятов. Будет ли в этих условиях совершаться эволюционный процесс? Уже в 1842 г. Дарвин дал положительный ответ. Виды, заселяющие большие и сплошные ареалы, будут изменяться крайне медленно. Эволюционный процесс вряд ли завершится образованием новых видов (Дарвин, 1939а, с. 98). В больших популяциях действие естественного отбора затруднено скрещиванием изменившихся форм с немодифицированными организмами, поглощающим благоприятные изменения. Анализ взглядов Дарвина на эволюцию видов, населяющих большие территории, ведет к выводу, что он четко различал явления, которые сейчас принято называть филетической эволюцией и видообразованием.

Когда Дарвин обсуждал взаимодействие естественного отбора и географической изоляции в процессе видообразования, то с неизбежностью возник вопрос об эволюционном значении размера популяции. В малой изолированной популяции вероятность появления благоприятных изменений ниже, чем в большой. Но в малых изолятах редкие изменения будут защищены от влияний скрещивания, которое может привести к утрате изменений. Наибольшее число изолированных особей, у которых возникло благоприятное изменение в результате переселения в необычные условия существования, будут скрещиваться друг с другом (инбридинг). Изменение не будет утрачено, как это может иметь место в большой популяции. В черед поколений увеличится число изменившихся особей и географическая изоляция как бы будет защищать носителей благоприятных изменений.¹ 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, будет всегда благоприятствовать изменению и отбору” (там же).

¹ Аналогичные рассуждения встречаются и в „Происхождении видов”. Они породили, как нам кажется, ошибочное мнение, что географическая модель видообразования возникла у Дарвина с целью преодоления трудностей, которые обычно возникают при слитной трактовке наследственности (см., например: Kottler, 1978).

Идею о взаимодействии географической изоляции и естественного отбора, в процессе видообразования Дарвин также обосновывал аналогией между сорто- и пороодообразованием и происхождением видов. Применение человеком методического отбора фактически основывалось на изоляции и отборе, что и привело к резкому ускорению темпов создания новых хозяйственно ценных форм. Если в Красной записной книжке виды, по Дарвину, образуются внезапно, а сорта постепенно, то в 40-е гг. идея о взаимодействии географической изоляции и естественного отбора в эволюции привела к представлению о единстве механизмов образования сортов и видов. Но в январе-марте 1837 г. идея о внезапном возникновении видов была тесно связана у Дарвина с принятием репродуктивной изоляции в качестве диагностического признака вида. Следовательно, возникают вопросы: пересмотрел ли Дарвин свои взгляды на вид? Можно ли все-таки обнаружить связь между взглядами Дарвина на механизмы эволюции и его концепцией вида?

В 40-е гг. Дарвин четко выразил мысль, что репродуктивная изоляция видов создает упорядоченность в природе. „Если бы различные близкие формы, которые мы встречаем в одной и той же стране, скрещивались друг с другом, то вместо известного количества отдельных видов, мы имели бы спутанные и сливающиеся друг с другом ряды форм” (Дарвин, 1939б, с. 140). Образование гибридов в природе еще мало о чем-либо говорит, так как важна их дальнейшая судьба. „Скрещивается один вид с другим или нет — гораздо менее важно, чем бесплодие полученного потомства” (там же). Однако Дарвин не отрицал и другие критерии вида. Необходимо учитывать и морфологическое сходство, а также то, что сейчас назвали бы генетическим единством вида. Дарвин пользовался языком селекционеров и называл последнее явление чистотой вида или расы (там же). Вид занимает определенную стацию, связан с другими поселенцами, т. е. владеет своим особым местом в эконии природы (там же, с. 144).

Дарвин полагал, что „хорошие”, или „истинные”, виды, — это виды, физиологически обособленные. Но такое понимание вида начиная с XVII столетия служило основным доводом не только в пользу его реальности, но и постоянства (см.: Завадский, 1968, с. 31–35). Из тезиса о репродуктивной обособленности видов предшественниками Дарвина делался вывод об их независимом творении. Креационизм был тесно связан с типологическим пониманием природы вида. Каждый вид характеризуется набором неповторимых признаков, образующих идеальную сущность, которая отражена в типовых образцах. При расселении вида в необычные условия может произойти небольшое искажение сущности. Но сама сущность не меняется, изменения затрагивают лишь внешние морфологические признаки. В результате действия естественных (вторичных) причин могут возникнуть лишь сорта, которые свободно скрещиваются друг с другом. Внутривидовые изменения всегда обратимы. Внутривидовые формы никогда не могут достигнуть статуса самостоятельного вида,

потому что репродуктивную изоляцию нельзя приобрести естественным путем. Концепция „биологического” вида хорошо уживалась с идеями о балансе и гармонии природы. Кодаптация видов, населяющих данную страну, настолько совершенна, что любое эволюционное изменение нарушило бы царящую гармонию и баланс природы. Эволюционные изменения не только невозможны, но и не нужны. Существующий мир есть самый лучший из возможных миров.

Позиция Дарвина интересна тем, что он целиком принял концепцию „биологического” вида и одновременно стремился обосновать положение о мутабельности видов. Виды образуются из географических рас. Процесс создания новых адаптаций может сопровождаться приобретением репродуктивной изоляции. Естественный отбор прямо не создает репродуктивную изоляцию, а формирует ее в качестве побочного продукта, в процессе адаптации географически изолированных поселенцев к новой среде обитания. Однако если виды возникли постепенно, то должна существовать разная степень их репродуктивной изолированности. „Хороших” видов в природе должно быть меньше, чем „сомнительных”. К этим мыслям Дарвин пришел в начале 40-х гг. и никогда с ними не расставался.

Градualный характер видообразования подтверждается анализом экологических и этологических свойств вида. Трудно себе представить, писал Дарвин, что приспособленность видов друг к другу могла появиться внезапно и при помощи одного крупного изменения (1939б, с. 144, 193, 196). На примере постройки гнезд птицами Дарвин показал постепенное усложнение инстинктов (там же, с. 154). Более того, эволюция может начаться не с морфологических изменений, а с изменений в поведенческих реакциях. Инстинкты — важная адаптация, и они эволюируют на основе вариаций и естественного отбора. В 1842 г. Дарвин писал: „Как интересен каждый инстинкт, когда мы размышляем о его происхождении как наследственной или врожденной привычке, полученной отбором особей, слегка отличающихся от своих родителей... Мы должны смотреть на каждый сложный механизм и инстинкт как на итог длинной истории, как на итог полезных приспособлений...” (1939а, с. 110). В „Очерке 1844 г.” раздел об инстинктах увеличен в 6 раз.

Итак, в начале 40-х гг. Дарвин открыл новый градualный механизм эволюции, который основывался на взаимодействии естественного отбора и географической изоляции. Дарвин также показал совместимость концепции биологического вида с идеями эволюции и тем самым „выбил” одно из оснований из-под креационизма.

4. Сальтационное видообразование и естественный отбор

В „Очерке 1844 г.” в главах, посвященных естественному отбору и географическому распространению видов, Дарвин упомянул о „спортах” (sports) и рассуждал об их эволюционном значении

Рассуждение об эволюционном значении скачкообразной изменчивости именно в этих главах, по-видимому, не случайно. Дарвин не рассматривал „спорты” в качестве особого механизма видообразования, действующего помимо естественного отбора и географической изоляции. Напротив, „островная” модель видообразования и взгляд на эволюционное значение геологических изменений привели к переосмысливанию старой идеи на новой теоретической основе.

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 отклонений от структуры; во-вторых, для обозначения вариантов, уникально модифицированных от нормальной структуры, т. е. для обозначения любой дискретной изменчивости (подробнее см.: Bowler, 1974).

Дарвин высказал предположение, что видообразование у растений может идти на основе крупных изменений (1939б, с. 131). Правда, он не обсудил механизмы видообразования, а ограничился суждением: „Некоторые преимущественно резко характеризованные расы растений, которые можно сравнить с определенными «скачками» (sports) садоводов, несомненно существуют в естественном состоянии” (там же).

Животноводческая практика дает обильный материал для размышлений об эволюционной роли скачкообразной изменчивости. Известно несколько случаев, когда родоначальниками некоторых наших домашних рас были такие «спорты» и, вероятно, таковы же были многих других рас, особенно тех, которые в известном смысле можно назвать наследственными уродствами; например, там, где есть лишняя конечность или где все конечности укорочены (как у анконских овец), или где недостает части тела, как у бесхвостых кур и бесхвостых собак или кошек” (там же, с. 118). Далее следует высказывание о механизмах возникновения пород на основе сальтаций: „Чтобы создать расу или породу, требуется вообще нечто большее с тем, чтобы такие особенности стали наследственными, — именно принцип отбора, подразумевающий изоляцию (разрядка моя. — Я. Г.). ... Даже в редких случаях «скачков» (sports), со свойственной им сильной склонностью передаваться по наследству, нужно предотвращать скрещивание с другими породами...” (там же, с. 121). Совершенно ясно, что Дарвин не противопоставлял „скачки” естественному отбору. В этой связи выявляется весь смысл обращения Дарвина к животноводческой практике. Ведь в естественном состоянии нельзя так наглядно показать взаимодействие скачкообразной изменчивости, географической изоляции и естественного отбора.

Более подробный анализ механизмов видообразования на основе „скачков” Дарвин дал в 6-й главе. Он хорошо понимал трудность такого анализа и искал способ очевидного и убедительного доказательства. Вот почему он вновь обратился к деятельности животно-

вода, делая акцент на эволюционном значении размера популяции. Предположим, рассуждал Дарвин, два животновода одновременно стремятся вывести новую породу, но один из них работает с огромным стадом, а другой – со стадом в 20–30 животных, обитающих на маленьком острове. Вероятность появления „скачка” значительно больше в огромном стаде. Однако из-за массовых скрещиваний с нормальными формами изменение может быть утрачено в ряду поколений. В малом стаде „скачки” появляются значительно реже. Однако из-за малого числа скрещивающихся особей изменение имеет больше шансов на сохранение. Приняв такую логику, Дарвин возвратился к примеру животновода, работающего с большим стадом: „Если бы он мог отделить небольшое количество скота, включая потомство требуемого «скачка», он мог бы надеяться, подобно человеку на острове, достичь своей цели” (1939б, с. 189). Таким образом, отбор и изоляция небольшого числа особей могут способствовать созданию новых форм на основе резких изменений.¹

Вполне логично предположить, что в малой географически изолированной популяции отбор может закрепить сальтационное изменение. Однако при какой геологической и экологической обстановке это может произойти? Ответ таков: на только что возникшем вулканическом острове, где существует много свободных стаций. Первые поселенцы встретятся с самыми разнообразными и необычными условиями существования, к которым они не могут быть в совершенстве приспособленными. „Мы можем ожидать, что у некоторых из обитателей острова возникнут «скачки» или их организация станет несколько пластичной... случайно в течение столетий может появиться особь, строение или конституция которой до некоторой степени позволит ей лучше выполнить некоторую функцию в экономике острова и успешнее бороться с другими видами... такая особь и ее потомство будут иметь больше шансов выжить и вытеснить свою родительскую форму... если (что вероятно) она и ее потомство станут скрещиваться с неизменной родительской формой, то, так как число особей не очень велико, новая и более приспособленная форма будет все же иметь несколько больше шансов сохраниться” (там же, с. 190). Лишь при полной географической изоляции небольшой группы животных, попавших на необитаемый остров, в дикой природе может дублироваться эффект животновода, который вывел, например, анконскую породу овец на основе отбора резко уклонившихся экземпляров.

Градуализм – важный компонент дарвиновской теории. Однако,

¹ Дарвин придерживался традиционных взглядов на причины изменчивости, которые сводились к характеру и обилию потребляемой пищи. Он полагал, что при миграциях на „молодые” острова поселенцы в течение первых поколений будут получать большее количество и более разнообразную пищу. Возрастет размах изменчивости и соответственно увеличится вероятность появления „спортов”.

как видно, идея постепенного видообразования не была канонизирована Дарвином и превращена в догму. О роли скачкообразной изменчивости в эволюции он высказался самым определенным 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, и ее нельзя объяснить лишь массовым вымиранием промежуточных форм. „Как при одомашнении без всякого непрерывного отбора могут происходить видоизменения строения, которые человек находит очень полезными или любопытными (как чашечка с крючками у ворсянки или воротник вокруг шеи у некоторых голубей), так и в природе некоторые небольшие изменения, по-видимому, прекрасно приспособленные для известной цели, возникали, может быть, вследствие случайностей в воспроизводительной системе и сразу размножались без продолжительного отбора мелких уклонений в этом направлении” (там же, с. 158–159). Обращает на себя внимание тот факт, что Дарвин допускал возможность эволюции сложных органов как „сразу”, так и более постепенно, когда скачкообразное изменение обрastaет отбором мелких изменений в том же направлении. Эти мысли Дарвина внешне созвучны современным представлениям об отборе генов-модификаторов.

Однако между сальтационными идеями Дарвина 1837 и 1844 гг. имеются существенные отличия. Создав „островную” модель видообразования, Дарвин по-новому осмыслил роль „скачков” в эволюции. В более поздней модели развит популяционно-селекционный подход, которого не было ранее. Скачкообразные изменения отбираются в малой изолированной популяции, и тем самым резко ускоряется темп видообразования. Морфологическая прерывистость в конечном итоге объяснялась естественным отбором. И все же следует помнить, что отбор сальтаций не является основным способом видообразования.

Что же в конце концов побудило Дарвина сохранить элементы сальтационизма в 40-е гг.? Самую общую причину следует искать в „пунктуализме” дарвиновской теории. „Спорты” увеличивали запас изменчивости, укрепляли его веру в географическое видообразование, помогали решить проблему происхождения эволюционных новшеств и прерывистости в палеонтологической летописи. В итоге дискретная изменчивость в широком смысле слова была вовлечена в орбиту действия естественного отбора.

5. Природа и происхождение надвидовых таксонов

Известный историк биологии К. Лимош подчеркнул связь между экологическими воззрениями Дарвина и его концепцией происхождения надвидовых таксонов. Была выдвинута версия, что уже ранние

рассуждения Дарвина об экономии природы, географическом распространении видов и естественном отборе позволили сформулировать принцип дивергенции (Limoge, 1970). Между экологическими воззрениями Дарвина и генезисом принципа дивергенции действительно существует связь, и в дальнейшем эта тема будет специально обсуждаться. Но в 40-е гг. Дарвин еще не сформулировал принцип дивергенции. Его взгляды на природу происхождения высших таксонов были ближе, как бы сейчас сказали, к школе кладистов, чем к школе эволюционных систематиков, которую он основал своим трудом „Происхождение видов”. Сохранив элементы традиционной концепции экономии природы и в известной мере канонизировав островную биогеографию, Дарвин сам себе создал „интеллектуальные ограничения”, не позволившие развить принцип дивергенции. Можно выразиться даже в более резкой форме: в рамках аутэкологической концепции естественного отбора скорее всего невозможно было развить принцип дивергенции.

Попытаемся кратко изложить суть воззрений Дарвина на природу и происхождение надвидовых таксонов, акцентируя внимание на механизмах и способах эволюции.

Еще в 1837–1838 гг. Дарвин ясно писал, что естественная система может быть построена на основе генеалогической классификации. „Мы знаем, что представляет собой естественная последовательность. Это — классификация отношений, складывающихся в результате происхождения от общего предка” (Darwin, 1960b, p. 100). В Первой записной книжке по трансмутации видов он высказал мысль, что линии родства организмов могут быть представлены „деревом, или кораллом, жизни”. Вполне очевидно, что, став эволюционистом, Дарвин видел в идее общности происхождения объяснение иерархической системы Линнея. Он, можно сказать, развил по-своему представления об эволюции как ветвящемся процессе. Скорее всего, потому, что хотел идею эволюции совместить с концепцией Лайеля о ненаправленных геологических изменениях земли (Ospovat, 1977). Однако представления о ветвлении филетических линий вовсе не тождественны принципу дивергенции (см.: Mayr, 1974, 1981; Тахтаджян, 1980).

В 1844 г. Дарвин поставил задачу расширить и углубить объяснение природы классификации организмов. Из факта, 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? Линнеевская иерархия включает построение групп внутри групп таким образом, что, например, позвоночные разделены на подгруппы (рептилии, птицы, млекопитающие). Каждая из подгрупп включает более мелкие группы, и в итоге вся природа охватывается единой системой. 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 г.” (Дарвин, 1939б, с. 167–215).

Чтобы яснее представить творческий путь Дарвина к эволюционному объяснению природы надвидовых таксонов, следует вернуться к его записным книжкам 1837–1839 гг. Приняв концепцию биологического вида, Дарвин пришел к выводу, что между репродуктивной замкнутостью вида и его морфологией не существует прямой и однозначной связи. „Следовательно, виды могут быть хорошими и вместе с тем не различаться по какому-либо внешнему признаку: например, два крапивника, привыкшие посещать два разных острова, на одном из которых имеется один род трав, а на другом — другой, могли изменить организацию желудка и с этих пор оставаться различными” (там же, с. 118). Дарвин отметил, что скрещивание „не находится в сколько-нибудь точном соотношении со строением тела Мет., свиньи и собаки Эйтона” (1959а, с. 118).

Напрашивается однозначный вывод: между видообразованием и морфологической эволюцией не существует однозначной связи. Сделал ли Дарвин такой вывод? Возможно, и сделал, но он не видел прямых путей приложения теории естественного отбора к объяснению морфологической эволюции. Думается, что Дарвину как раз мешали старые генетические и экологические воззрения. Это станет ему ясно значительно позднее, когда он будет биться над решением проблемы дивергенции. Так или иначе в 40-е гг. в своем стремлении приложить теорию естественного отбора к объяснению монофилетического происхождения высших таксонов Дарвин ослабил теорию географического видообразования. Это вполне понятно. 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 и населенные станции. Например, у широко расселенного растительного материкового вида „отбором создается 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 изменениями строения, которые дали нашему виду некоторое преимущество над конкурирующими видами в одной подобласти, последуют другие изменения в других подобластях...” (Дарвин, 1939б, с. 202–203). Из шести зарождающихся видов часть подвергнется вымиранию в борьбе за существование. Места в эконии природы станут свободными, и среди

оставшихся двух-трех видов наступят новые стадии видообразования, и соответственно они станут родоначальниками двух или трех групп видов. Степень сходства групп зависит от того, насколько сходными были виды-основатели. Если они образовывали новые группы видов (роды), то последние объединялись в семейства. Из этого следует, пишет Дарвин, что от одного вида могут происходить целые роды и семейства. Вымирание промежуточных видов создает очерченность надвидовых групп в силу таксономических разрывов. Именно величина морфологических разрывов и служит основой классификации групп любого ранга. Таксономическая дивергенция и морфологическая прерывистость – результат вымирания. „Как велико огромное количество вымерших форм по сравнению с современными” (там же, с. 158).

Итак, в 1844 г. Дарвин нашел нить рассуждений, позволивших приложить теорию естественного отбора к одновременному объяснению видообразования и надвидовой эволюции. При этом он не выдвинул каких-либо новых принципов (Osprovat, 1981). Но в цитированном отрывке Дарвин много пишет о борьбе и конкуренции. Не произошло ли у него ослабления географической модели видообразования в силу того, что он по-новому оценил роль биотических отношений в эволюции? Думается, что нет. На первом месте у Дарвина стоит представление о свободной стадии 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. Однако когда Дарвин „переправился” мыслью с острова на материк, решая проблемы происхождения надвидовых таксонов, он, естественно, больше стал обращать внимания на сложность и многообразие отношений между видами. В будущем это принесет большие творческие плоды.

Классификация организмов также не представляла для Дарвина особой проблемы. Он решал ее 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’” (Дарвин, 1939б, с. 205). Эволюция создает реальную систему иерархических отношений. Выражение „естественная система”, по Дарвину, тождественно выражению „генеалогическая система”. Бесспорно, Дарвин достиг важнейшего теоретического обобщения, однако он развил новую идею в 30–40-е гг., а не в 1859 г., как считает М. Гизелин (Ghiselin, 1969). Во второй половине 50-х гг. идея генеалогической системы получила новое развитие и была объединена с принципом дивергенции. В 1844 г. Дарвин лишь стал на твердый путь развития эволюционной систематики, и „промежуточный финиш”, как бы сейчас сказали, бы

достигнут в форме кладизма. Дарвин начал коренным образом менять содержание базовых понятий натуралистов. „Термины «сродство, родство, семейства, приспособительные признаки и т. д.», которыми натуралисты не могут не пользоваться хотя бы в переносном смысле, перестают быть метафорами и приобретают свое подлинное значение” (1939б, с. 205).

„Островная” модель видообразования и классическая концепция экономии природы хорошо уживались друг с другом. Дело в том, что равновесие видов на островах строго сбалансировано вымиранием и иммиграцией. По мере того как число их увеличивается, скорость вымирания также увеличивается. К такому выводу можно прийти независимо от взглядов на роль биотических отношений в биогеографических процессах. Конечно, такая четкая формулировка существует в рамках современной теории островной биогеографии (Mac Arthur, 1980). Но Дарвин вполне мог об этом догадываться, так как не раз писал о большой вероятности вымирания островных популяций. Совершенно ясно, что и „островная” модель видообразования, и классическая концепция экономии и баланса природы создавали непреодолимые трудности для прямого приложения теории естественного отбора к объяснению происхождения надвидовых таксонов.

И все же отход Дарвина от канонов географической модели видообразования носил ли чисто умозрительный характер, или здесь имелась фактическая основа? Можно ли сказать, что, решая проблемы происхождения надвидовых таксонов, Дарвин одобрил модель симпатрического видообразования? Короче говоря, можно ли чем-то еще документировать вышерассмотренные логические ходы Дарвина?

Анализ переписки Дарвина с Дж. Гукером, с которым он всегда был откровенен, позволяет в ряде случаев выявить те области естественной истории, в которых Дарвин искал фактический материал. Достоверность выводов возрастает при сопоставлении переписки и трудов Дарвина по эволюции 40-х гг.

В период подготовки рукописи 1842 г. Дарвин открыто столкнулся с трудностью применения концепции географического видообразования к широко расселенным растительным видам материков. Встал и другой вопрос. Если географическое видообразование легче осуществляется на островах, то почему многообразие жизни на материках значительно больше, чем на островах? Какие причины поддерживают многообразие жизни? Расширяя „Набросок 1842 г.”, Дарвин в 1844 г. понял, что число проблем увеличилось. Главная из них заключалась в том, что островная биогеография полностью не удовлетворяла Дарвина в объяснении происхождения надвидовых таксонов. К такому выводу можно прийти, проанализировав „Очерк 1844 г.”. Анализ переписки Дарвина с Гукером в 1844 г. целиком подтверждает этот вывод. В переписке затрагивались вопросы об асимметричном распределении видов в ботанических родах, размерах и границах ареалов видов, которые входят в большие и малые роды.

Не случайно переписка Дарвина с Гукером 1844 г. стала предметом специального исследования (Browne, 1978).

В 1843 г. Гукер возвратился из Антарктической экспедиции и в переписке с Дарвином помогал ему решать проблемы фитогеографии. В переписке даже проскальзывает мысль о том, что многообразие жизни на данной территории поддерживается не только наличием свободных мест в экономике природы, но и дивергенцией признаков. Хотя в письмах Дарвина еще нет формулировки принципа дивергенции, он вполне допускал, что дивергенция как следствие видообразования участвует в создании многообразия жизни.

Именно анализ переписки Дарвина с Гукером позволяет выявить то, как синтетический ум Дарвина искал связи между разнородными явлениями. Дарвин обладал удивительной способностью переходить от обсуждения специального вопроса к постановке общих проблем. Фитогеографический интерес Дарвина был нацелен на решение более общих, биогеографических проблем происхождения высших таксонов. Еще в 1837 г. Дарвин начал задумываться над вопросом: почему большие роды птиц представлены широко расселенными видами? 23 февраля 1844 г. Дарвин писал Дж. Гукеру: „В дискуссии с м-ром Гулдом я обнаружил, что в большинстве родов птиц, у которых области распространения охватывают большие части мира, отдельные виды более широко распространены и многие виды имеют очень широкие области распространения” (Darwin, 1887a, p. 386). Гукер подтвердил наличие такой же закономерности у растений.

Таким образом, в середине 40-х гг. в связи с решением проблемы происхождения надвидовых таксонов Дарвин ставил биогеографические вопросы, которые всецело завладели им в 50-е гг. (Darwin, 1859, p. 53–54).

Стремясь приложить теорию естественного отбора к объяснению монофилетического происхождения высших таксонов, Дарвин ослабил географическую модель видообразования. Однако он не принял и строго симпатрическую модель. Когда Дарвин „переправился” с острова на материк, то в центре его внимания оказалась биогеография современных континентальных видов Южной Америки. Для этих видов характерно такое распространение, при котором происходит их географическое замещение. Сейчас подобные явления называются парапатрией и обычно интерпретируются как зоны вторичных контактов ранее изолированных популяций. Однако в процессе решения проблемы происхождения надвидовых таксонов Дарвин допускал возможность считать парапатрию первичным явлением и соответственно зарождение видов *in situ* без особых географических барьеров.

Островная биогеография позволила Дарвину создать вполне законченную модель видообразования без конфликта с классической концепцией экономики природы. Однако старые экологические воззрения и „островное” мышление служили тормозом для прямого приложения теории естественного отбора к объяснению механизмов морфологической эволюции. Когда Дарвин сосредоточился

на анализе особенностей видообразовательных процессов, протекающих у материковых видов, то он не получил удовлетворительного ответа на упомянутые кардинальные вопросы. Так, он не смог выявить причины, поддерживающие многообразие жизни на континентах. Не был найден путь приложения теории естественного отбора к объяснению происхождения надвидовых таксонов и принципа классификации организмов.

Итак, в 1842 и 1844 гг. Дарвин как бы в 2 приема впервые изложил свою концепцию эволюции в систематическом виде. В ней более ранняя теория генерации подверглась существенным модификациям. 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 появляется потомство, которое адаптировано к новым условиям. Новое объяснение возникло после открытия естественного отбора. Сам по себе процесс воспроизведения не создает 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 пришел 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 адаптаций является естественный отбор. Но и вариации, на которые действует естественный отбор, также лимитированы в природе. Они возникают лишь тогда, когда организмы теряют свое 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 ее 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 ведет 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 основоположниками новых таксонов. Находясь в поисках, Дарвин ослабил модель эволюции на основе географической изоляции и предложил, как бы сейчас сказали, парapatрическую модель образования видов. От широко расселенных материковых видов часто отпочковывается много дочерних рас и видов, приспособленных к разным местообитаниям. Именно широко расселенные 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 III

ИСТОРИЯ СОЗДАНИЯ „ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ”

В ноябре 1845 г. в письме к Гукеру Дарвин ясно изложил свои творческие планы: „В течение следующего лета я надеюсь закончить мою геологию Южной Америки, затем немного займусь зоологией (систематикой усоногих раков. — Я. Г.) и, наконец, ура (hurrah) моей работе о виде” (Darwin, 1987, р. 764). Однако Дарвин посвятил изучению усоногих раков 8 лет (1846–1854 гг.), и, как далее будет показано, эта работа сильно повлияла на идейную структуру теории эволюции. Лишь 9 сентября 1854 г. он начал сортировать заметки о виде и 14 мая 1856 г. начал писать книгу о виде. О масштабе предполагаемого исследования можно судить по следующим словам Дарвина: „В начале 1856 г. Лайель посоветовал мне изложить мои взгляды с достаточной подробностью, и я сразу же приступил к этому в масштабе, в три или четыре раза превышающем объем, в который впоследствии вылилось мое «Происхождение...», — и все же это было только извлечение из собранных мною материалов. Придерживаясь этого масштаба, я проделал около половины работы...” (1959в, с. 228). В письмах Дарвин называл эту работу „моей большой книгой” (Darwin, 1960а, р. 43).

Во введении к „Происхождению видов” Дарвин ясно 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 мое далеко не сильное, то я решился опубликовать это извлечение. Особенно побуждает меня это сделать то, что м-р Уоллес, изучающий естественную историю Малайского архипелага, пришел к выводам, в основном совершенно сходным с теми, к которым пришел 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” (Darwin, 1859, р. 1–2). В „Дневнике” Дарвин указал сроки написания глав в период 1856–1858 гг., т. е. до получения очерка Уоллеса. Любопытно, что названия глав незаконченной рукописи совпадают с названиями, данными в „Происхождении видов”, однако нумерация иная (Дарвин, 1959б, с. 139).

Тайна „большой книги” Дарвина целиком открылась в 1975 г. Историк биологии Р. Стауффер опубликовал незаконченную рукопись Дарвина, предварительно названную „Естественным отбором” (Darwin, 1975). Объем рукописи 225 000 слов, а в первом издании „Происхождения видов” содержится 155 000 слов. Рукопись снабжена обширной библиографией, включающей 750 названий. Она состоит из 11 глав. Лишь четыре главы появились в „Происхождении видов” (неполнота геологической летописи, о геологической смене органических существ, взаимное родство органических существ, повторение и заключение). Ряд параграфов „Естественного отбора” и „Происхождения видов” целиком идентичны. Однако имеются разделы и даже идеи, которые присутствуют лишь в одной из работ. Важно и то, что к „Естественному отбору” приложены варианты отдельных разделов, а также выписки и комментарии к источникам. „Естественный отбор” — великолепный подарок историкам биологии и методологам науки. Они получили редчайшую возможность более подробно изучить пути формирования гигантского синтеза знаний из разнообразных и порой альтернативных источников.

Вместе с тем даже публикация „Естественного отбора” не дает полного представления об объеме предполагаемой „большой книги”. Дело в том, что в архиве Дарвина хранится шесть больших конвертов с выписками по географическому распространению видов, палеонтологии, abortивным органам, эмбриологии и классификации. Можно предположить, что если бы письмо Уоллеса не остановило работу Дарвина и соответствующие главы были бы написаны, то объем рукописи возрос бы в 2 раза. Короче говоря, 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 научных встречах Дарвина. После поселения в 1842 г. в Дауне его связь с современниками осуществлялась посредством переписки и кратковременным визитам к нему ведущих ученых. Так, например, в письмах к Гукеру Дарвин обсуждал вопросы географического распространения видов, классификации, эмбриологии, значение понятий „высшее” и „низшее” в ботанике и в зоологии. От Эйса Грея были получены важные данные, которые использовались при решении проблем изменчивости видов и дивергенции. По-видимому, Дарвин обязан многим ученым и специалистам по разведению животных, которые профессионально информировали его по данной тематике.

Лишь учтя все изложенное, можно обсуждать дальнейшую творческую эволюцию Дарвина. По каким же направлениям теория Дарвина эволюционировала, достигнув того уровня зрелости, которая представлена в „Происхождении видов”?

1. Эволюция взглядов на изменчивость

Э. Майр в книге „Вид у животных и эволюция” неоднократно указывал на удивительную прозорливость и гениальность Дарвина, сумевшего выделить индивидуальную изменчивость в качестве важнейшего свойства живого. Именно этим современная эволюционная мысль отличается от типологических доктрин прошлых эпох (Майр, 1968). Взгляды Дарвина на изменчивость получили также высокую оценку в книге Р. Левонтина (1978). „Эволюция, по Дарвину, – это превращение изменчивости среди особей в пределах свободно скрещивающейся группы в изменчивость групп в пространстве и времени... Он привлек внимание к реальной изменчивости реальных организмов как наиболее существенному и яркому явлению природы. Вместо того чтобы рассматривать изменчивость среди членов данного вида как некую досадную помеху, как колебание воздуха, которое искажает истинную форму интересующего нас предмета, он положил эту изменчивость в основу своей теории” (Левонтин, 1978, с. 18–19).

Действительно, для креациониста, типологически мыслящего биолога, изменчивость существует лишь в определенных пределах, и это гарантирует реальность и постоянство видов. Пределы изменчивости являются очень узкими для внутренних органов, но вполне широкими для внешних признаков. На основе изменчивости могут возникать вариететы, но не виды.

В 1844 г. Дарвин утверждал, что изменчивость, выраженная в индивидуальных различиях, затрагивает лишь внешние признаки и поэтому не имеет большого эволюционного значения. Изменчивость внутренних органов, составляющая материал для видообразовательного действия естественного отбора, по Дарвину, возникает лишь при геолого-географических изменениях. Именно взгляды Дарвина на изменчивость прежде всего служили предпосылкой для сохранения идеи о Существе, производящем отбор более тонко, чем человек. „Существо проникает достаточно глубоко, чтобы выявить различия в организации, вполне не чувствительные для человека” (Darwin, 1844, – цит. по: Darwin, Wallace, 1958, p. 114).

В „Естественном отборе” и в „Происхождении видов” изложены принципиально иные воззрения Дарвина на изменчивость и ее эволюционную роль: фактов изменчивости в природе много, и она затрагивает любые части организма и возникает даже при стабильных условиях существования. Новая позиция Дарвина прямо связана с оценкой индивидуальных различий и их роли в эволюции. „Имеются многочисленные слабые различия, которые можно назвать индивидуальными различиями (individual differences), появляющиеся в потомстве, несомненно или предположительно от общих родителей, обитающих в одной и той же ограниченной местности... Эти индивидуальные различия крайне важны, так как они доставляют материал естественному отбору, который накапливает их подобно тому, как человек

накапливает индивидуальные различия у своих домашних животных и культурных растений в удобном для себя направлении” (Darwin, 1859, p. 45). В 5-м издании „Происхождения видов” этот отрывок Дарвин дополнил словами: „...индивидуальные различия часто наследственны” (1939 г., с. 301).

Во времена Дарвина под индивидуальными различиями понимались массовые изменения малого масштаба, как правило, носящие ненаследственный характер. Дарвину важно было собрать фактический материал, опровергающий традиционный взгляд на индивидуальные различия. Надо было найти убедительные доказательства того, что индивидуальной изменчивости подвергнуты функционально важные внутренние органы, поскольку эти структуры используются для классификации видов и надвидовых таксонов. При успешном решении поставленной задачи все яснее и рельефнее выявлялась связь между образованием вариететов и видов. Накопление естественным отбором слабых различий могло вести к потенциально неограниченным эволюционным изменениям. Важность решения этой задачи была для Дарвина вполне очевидной. „Эти индивидуальные различия обыкновенно касаются частей, которые натуралисты считают несущественными; но я мог бы привести длинный перечень фактов в доказательство того, что и части, которые должны быть названы существенными, все равно с физиологической или систематической точки зрения иногда варьируют у особей одного вида” (Darwin, 1859, p. 45).

Дарвин отметил многолетнюю работу по сбору фактического материала: „Я убежден, что самый опытный натуралист был бы удивлен многочисленности случаев, которые он мог бы собрать на основании авторитетных данных, подобно тому как я собирал их в течение длинного ряда лет (разрядка моя. — Я. Г.)” (ibid.).

Логика и фактический материал 2-й главы „Происхождения видов” целиком подчинены одной задаче: убедить читателя в том, что индивидуальные различия — материал для эволюционных изменений любого ранга. В этой связи становится ясной сама структура главы. Вслед за разделом „индивидуальные различия” следует раздел „сомнительные” виды. Многочисленность сомнительных видов — демонстрация постепенности эволюции путем трансформации и закрепления индивидуальных различий в постоянные видовые признаки. Часто трудно провести грань между вариететом и видом. Границы между внутривидовой изменчивостью и видами являются весьма условными (ibid., p. 52). „Релятивизм” Дарвина связан с пониманием естественно-исторического вида, возникающего на базе внутривидовой изменчивости. Вот почему Дарвин обратился к анализу трудностей классификации видов в полиморфных ботанических родах *Rubus*, *Rosa*, *Hieracium*. Как раз у родов, включающих в свой состав много видов, труднее всего провести грань между вариететом и видом.

Виды происходят из вариететов. Это положение обосновывалось Дарвином примерами широко расселенных видов, у которых образуется много вариететов. Они и являются „переходными формами, создающими большие трудности для систематиков” (ibid., p. 57–58).

Логика и манера анализа Дарвином проблем изменчивости таковы, что трудно во всех отношениях провести последовательное историко-научное исследование. Дарвина прежде всего интересуют эволюционные аспекты проблемы изменчивости. Поэтому он вынужден постоянно затрагивать проблему борьбы за существование, естественного отбора, видообразования и дивергенции таксонов. На 15 страницах (объем 2-й главы) Дарвин затронул практически все проблемы происхождения видов. Он совершил невидимый, трудный для анализа переход от индивидуальной изменчивости к вариететам, подвидам, видам и родам.

Концентрированное рассмотрение узловых проблем в небольшой главе, разумеется, преследовало цель консолидировать аргументацию против креационизма — главного идейного оппонента Дарвина. Вариететы — это зарождающиеся виды, а виды есть лишь более резко выраженные вариететы. Ненаправленность изменчивости делает естественный отбор необходимой причиной эволюционных изменений.

Историки и теоретики эволюционного учения дружно предъявили Дарвину обвинение в том, что термин „variety” он употреблял в двух смыслах (Ghiselin, 1969; Mayr, 1977; Sulloway, 1979). Одним термином Дарвин как бы обозначил два разных явления, а именно индивидуальные уклонения и образование вариететов как внутривидовых таксонов. Дарвин как бы смешал внутри- и межпопуляционную изменчивость. Э. Майр первым обратил внимание на то, что в 1-м издании „Происхождения видов” Дарвин использовал термин „variety” на 24 страницах. В четырех случаях ссылка дается на географически изолированные популяции, в восьми — на индивидуальные варианты и в 12 случаях использование термина настолько двусмысленно, что трудно вычленить какое-либо определенное значение (Mayr, 1977).

Хотя Дарвин и отметил свою многолетнюю работу по сбору фактического материала, касающегося образования вариететов и видов на основе накапливающего действия естественного отбора, в „Происхождении видов” этого не видно. Кратко изложены факты изменчивости в разветвлении главных нервов при отхождении от большого центрального узла у насекомых. Изменчивости подвергнуты и мышцы у личинок насекомых. Проанализированы случаи полового диморфизма у бабочек и ракообразных, когда самец и самка одного вида различаются по размерам и окраске (ibid., p. 46–47). Интересен материал об образовании стойких наследственных рас у фитофагов при переходе на питание новым видом растений.

Ряд сомнений и недоразумений целиком развеялся после публикации неоконченной рукописи „Естественный отбор”. Более ясными стали общие исследовательские причины, фактический материал

и личные творческие мотивы, приведшие Дарвина к выводу об индивидуальных различиях как материале для эволюции. В рукописи глава „Изменчивость в природном состоянии” фигурирует под номером 4. Она была написана меньше чем за 1.5 мес, с середины декабря 1856 г. по конец января 1857 г. Объем главы около 80 страниц, а поскольку форматы книг не совпадают, то по количеству знаков разница выглядит еще внушительней. Глава содержит библиографические ссылки, материалы-заготовки, выписки из важнейших источников, которыми пользовался Дарвин. Структура главы более дробная и подчинена задаче на самых разнообразных объектах показать, что индивидуальные различия затрагивают все без исключения органы и признаки. 2-я глава „Происхождения видов” извлекалась из 4-й главы „Естественного отбора”. В такой ситуации историк науки даже вправе ставить вопрос о „качестве” извлечения. Не упустил ли Дарвин что-либо существенное?

Прежде всего бросается в глаза тождество идей в двух работах. Об этом свидетельствуют следующие слова Дарвина: „Я не сомневаюсь, что много изменчивости существует в дикой природе” (Darwin, 1975, p. 164). При желании и эту работу можно критиковать за смешение типов изменчивости. Дарвин отмечал, что даже при полном постоянстве внешних условий, лишь благодаря скрещиванию близкородственных особей, в ряду поколений могут появиться индивидуальные различия даже таких размеров, которые натуралисты обозначают вариантами (ibid., p. 105–106). „У очень большого класса организмов группы видов приспособлены к различным условиям и растут в различных странах, являясь очень изменчивыми, как только что упомянутые роды растений или, как например, в различных геологических формациях. Это, по-видимому, указывает на то, что изменчивость является врожденной и не зависит от условий существования” (ibid., p. 107).

Думается, что Дарвин лишь хотел подчеркнуть, что изменчивость любой „мерности” может возникнуть независимо от изменений во внешней среде. Изменчивость создается постоянно, затрагивает любые части организма, и порой индивидуальные различия „трудно отделить от вариантов” (ibid., p. 103). Дарвин также ставил знак равенства между индивидуальными различиями и индивидуальной изменчивостью (ibid., p. 107). Индивидуальные различия, как правило, возникают в результате небольших средовых изменений (климатические изменения).

В „Естественном отборе” представлен большой фактический материал по индивидуальной изменчивости. Теперь вполне очевидно, что в „Происхождение видов” этот материал вошел крайне фрагментарно и в очень общей форме.¹

¹ Возможно, причина заключалась и в том, что читательский интерес „Происхождения видов” был значительно шире, чем планируемой многотомной работы „Естественный отбор”, рассчитанной на профессионалов.

Дарвин и здесь часто совершает незаметные переходы от индивидуальной изменчивости к образованию вариететов и видов. Причину скорее всего следует видеть в стратегическом аргументе: „Виды существенно не отличаются от вариететов, два близкородственных вида обычно не более отличаются, чем два вариетета... Для видов характерна большая константность признаков” (Darwin, 1975, p. 165).

И все же различия между индивидуальной изменчивостью и межвидовыми различиями понимались Дарвином весьма ясно. „Индивидуальные различия в общем очень слабые по сравнению с различиями между видами, но я не думаю, что это всегда достаточно отмечалось натуралистами” (ibid., p. 104).

Рассмотренные положения аргументировались Дарвином самым разнообразным материалом. Так, многочисленные измерения у морских птиц, обитающих на Фарерских островах, показали, что „измерения редко совпадали у двух индивидов” (ibid., p. 104–105). Индивидуальные различия затрагивают у разных видов различные части тела и органы. Один и тот же орган у одного вида константен, а у другого может сильно варьировать.

Дарвин уделил большое внимание изучению изменчивости признаков и структур, связанных с размножением, поскольку в функциональной значимости таких признаков вряд ли можно сомневаться. Необычайно интересен анализ разнообразного ботанического материала: У *Utricularia nelumbifolia* только одна тычинка является пыльниковой, пыльник всегда одноклеточный, а число лопастей столбика очень изменчиво, как и изменчивы размеры венчика и чашечки (ibid., p. 108). У бука (*Fagus sylvestris*) описаны индивиды с крайне большими листьями, плодами и пыльником. У *Zannichellia palustris* очень сильно варьируют форма рыльца, длина столбика, число пыльниковых клеток и плодов, а также стебельков.

Обращает на себя внимание тот факт, что Дарвин искал связь между индивидуальной изменчивостью у одного вида и постоянными систематическими признаками (вид, род) у другого вида. Дарвин оригинально переосмыслил большой фактический материал по тератологическим и сальтационным изменениям, который содержался в классических трудах А. Декандоля и И. Жоффруа Сент-Илера. Он заимствовал интересные примеры изменчивости, имеющей место у маков (*Papaver*). У двух видов мака (*P. bracteatum* и *P. orientale*) соответственно имеются два чашелистника, четыре лепестка или три чашелистника и шесть лепестков – признаки, достаточно редкие у других видов рода. У шафрана встречаются формы, имеющие околоцветник, и формы, у которых эта структура отсутствует.

Из зоологического материала особенно интересны примеры, касающиеся изменчивости птиц. „Клюв у птиц является настолько постоянным признаком, что большинство систематиков основывают свои деления на этом признаке. Тем не менее размер этого признака может сильно варьировать. Я видел в Британском музее три экземпляра кедровки (*Nucifraga*) с клювами, заметно отличающимися по

длине. Я видел также галапагосского попопзья (Sitta), у которого клюв варьирует таким же образом" (Darwin, 1975, p. 110). Число перьев у лебедей и у многих короткохвостых птиц варьирует от 10 до 16 (ibid., p. 111)

Богат материал и по млекопитающим (ibid., p. 111–125). У антилоп самки часто не имеют рогов, а у полевых мышей (Sorex) сильно варьирует длина кишечного тракта. Дополнительная пара молярных зубов имеется не только у обезьян, но и у других млекопитающих.

В целом же в главе „Естественный отбор" заметно виден рост аргументов против сальтационизма. Крупные изменения чаще всего элиминируются естественным отбором. „Специализированный орган, предназначенный для определенных целей, будет поддерживаться естественным отбором, который будет уничтожать случайные отклонения, за исключением действительно таких небольших, которые склонны улучшать орган" (Darwin, 1975, p. 299).

Анализируя проблему изменчивости, Дарвин специально выбрал примеры, представляющие наибольшую трудность для систематиков. Тем самым он хотел показать относительность жестко фиксированных классификаций. Систематические трудности, по мнению Дарвина, — хорошее доказательство не только реальности эволюции, но и ее постепенного характера. Он вновь возвращается к проблеме различий между вариеетом и видом. В силу естественного происхождения таксонов трудно четко провести границы и создать идеальный порядок в иерархии живого. Дарвин привел пример с сухопутными улитками (*Helix hortentis* и *H. nemoralis*),¹ называемыми одними систематиками самостоятельными видами, а другими — формами, принадлежащими к одному виду. Но и между индивидуальными различиями и вариеетами границы также носят весьма условный характер. Систематики считают, что лисица на Британских островах представлена тремя вариеетами или расами. Дарвин же полагает, что речь, скорее всего, идет об индивидуальных различиях.

30 страниц текста у Дарвина занимает лишь анализ индивидуальных различий и образование вариеетов на основе их накопления естественным отбором (ibid., p. 103–133). Таким образом, „Естественный отбор" служит важнейшим источником фактических аргументов, подтверждающим ключевые положения об изменчивости и ее эволюционной роли, которые сформулированы в „Происхождении видов".

Сейчас еще трудно выявить даже основные причины, повлиявшие на эволюцию взглядов Дарвина на изменчивость. Конечно, важна была обработка большого литературного материала. Но целенаправленный поиск материала предполагает наличие рабочей гипотезы. Наиболее вероятно, что новая идея зародилась у Дарвина в процессе работы над систематикой усоногих раков (1846–1854 гг.), включавшей изучение эмбриологии и внутренней морфологии.

¹ Сейчас этот род наземных улиток обозначается как *Serpa*.

Важность его сравнительно-эмбриологических исследований для развития проблем эволюции показывает слова из „Происхождения видов”: „Не следует забывать, что систематики не с особым удовольствием встречают примеры изменчивости в существенных признаках и что найдется немного людей, которые стали бы тщательно изучать внутренние и существенные органы и сравнивать их у многочисленных экземпляров одного и того же вида” (Дарвин, 1939г, с. 301). По сути дела речь идет о популяционном подходе к исследованию изменчивости, который и был применен Дарвином при изучении усонюгих раков.

Описывая свою работу по систематике Cirripedia, Дарвин в 1849 г. писал Дж. Гукеру, что он столкнулся „с изменчивостью каждой части каждого вида в слабой степени. Когда один и тот же орган строго сравнивается у многих индивидов, то я всегда обнаруживаю некую слабую изменчивость” (Darwin, 1903b, p. 397). В 1854 г. в монографии о сидячих усонюгих раках Дарвин высказался еще более определенно: „Не только каждый внешний признак значительно варьирует у большинства видов, но и внутренние части 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” (Darwin, 1854, p. 155).

Анализ полиморфных и широко распространенных родов *Balanus* и *Chthamalus* убеждал Дарвина в том, что в природе существует много изменчивости и вариететы 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 усюков” (ibi.).

В этой связи становится понятным и большой интерес Дарвина к изучению полиморфных ботанических родов *Hieracium*, *Rubus*, *Rosa*, у которых существует много вариететов и имеются разные способы размножения. Не следует забывать и то, что в середине 50-х гг. Дарвин увлекся изучением практики выведения голубей. Материалы по изменчивости голубей широко представлены в 1-й главе „Происхождения видов”. Они прямо демонстрируют роль индивидуальных различий в процессе селекции. Таким образом, взгляды Дарвина на изменчивость претерпели эволюцию в результате действия нескольких разных причин (систематика усонюгих раков, ботаническая „арифметика” полиморфных родов, селекционная практика).

И все же первопричиной следует считать работы по изучению рецессивных и вымерших форм Cirripedia. К сожалению, до сих пор отсутствует скрупулезный и всесторонний анализ значения работ по систематике ракообразных для развития дарвиновой теории эволюции. Причина, по-видимому, состоит в том, что в „Происхождении видов” материалы по изучению Cirripedia представлены в основном в заключительной главе, посвященной проблемам классификации. Это и

побудило исследователей сосредоточить внимание на анализе указанных материалов для развития идей сравнительной анатомии и классификации (см.: Тарасов, 1936; Chiselin, 1969; Chiselin, Jaffe, 1973). Однако публикация в 1975 г. рукописи „Естественный отбор” свидетельствует о более широком использовании материалов по систематике усоногих раков для решения эволюционных проблем, таких, например, как внутривидовая изменчивость (р. 96, 101, 282), вымирание (р. 145, 360), зарождение видов из вариеетов (р. 101).

В „Автобиографии” Дарвин не просто указал на важность исследований по усоногим ракам для понимания принципов классификации, а в этой связи отметил, что изучаемая группа является „сильно варьирующей”. Учитывая терминологию Дарвина, есть основание заключить, что речь идет об индивидуальной изменчивости в широком смысле слова (вариееты, подвиды, виды). Из таксономических исследований Дарвин сумел извлечь максимальное количество данных для понимания изменчивости и эволюции. Более того, многолетняя деятельность Дарвина в области систематики в скором будущем способствовала дальнейшему развитию теории естественного отбора.

2. Популяционная концепция борьбы за существование и относительная адаптированность видов: синэкологический селекционизм

В 30–40-е гг. Дарвин придерживался взглядов, что отношения видов к абиотической среде – самые важные из всех отношений. Однако в январе 1839 г. он нарушил привычную логику и в Четвертой записной книжке о трансмутации видов сделал запись: „Многочисленное число животных в мире зависит от их варьирующей структуры... Если мы начнем с простейших форм и поддержим склонность к изменению, то сильные изменения у них будут склонны вызывать изменения и у других” (Darwin, 1960d, p. 169). Эволюционные изменения у одних организмов могут стать источником изменений и у других сообитателей. Значит, чтобы инициировать эволюционный процесс, нет необходимости в изменениях абиотической среды. Такой взгляд на эволюционный процесс, однажды появившийся в виде отрывочной записи Дарвина, не возрождался в его исследованиях в течение 17 лет.

В середине 50-х гг. вера Дарвина во всемогущество абиотических факторов в качестве причин эволюции резко ослабла. Скорее всего первое прямое и однозначное утверждение Дарвина по этому вопросу датируется 5 августа 1856 г. и содержится в письме к Дж. Гукеру: „В модификации (эволюции). – Я. Г.) прямому влиянию климата я отвожу очень малую роль” (Darwin, 1887b, p. 82). 25 сентября 1859 г. Дарвин писал Ч. Лайелю: „Я очень рад, что Гукер, который читал мои географические главы, вполне согласен со взглядом на большую важность органических отношений” (Darwin, 1887b, p. 168–169).

Совершенно ясно, что в 1856 г. Дарвин стал считать биотические факторы выше абиотических в качестве агентов естественного отбора. Каким же образом он пришел к новым воззрениям? С чего начать анализ той цепи умозаключений, которая привела Дарвина к зрелой теории борьбы за существование?

Исключительный историко-научный интерес представляет небольшая рукопись Дарвина, которую можно назвать „Теория географического распространения видов”. Она была написана в ноябре 1854 г., а опубликована лишь в 1975 г. в виде приложения к незаконченной рукописи „Естественный отбор” (Darwin, 1975, p. 581–584). Из заметки хорошо видно, что формирование взглядов Дарвина на важность биотических отношений в эволюции и в географическом распространении видов находилось в тесной связи с отказом от идеи абсолютной приспособленности видов к среде. Дарвин анализировал последствия гипотетичной ситуации, которая сложилась бы в случае контакта флор и фаун Южной Америки и Австралии (ibid., p. 582). Обитатели разных континентов приспособлены к специфическим условиям. Многие виды австралийского происхождения погибли бы в борьбе за существование, так как являются эндемиками и приспособлены к весьма специфическим локальным условиям. Флора и фауна Южной Америки формировалась в условиях более суровой борьбы за существование. Следовательно, адаптированность любого вида всегда выявляется по отношению к другим видам. Вид абсолютно приспособлен лишь в том смысле, что он способен в данное время и в данном местообитании выдержать борьбу за существование с другими обитателями данной страны. В случае же инвазии местный хорошо адаптированный вид может быть вытеснен более мощным пришельцем.

Обращает на себя внимание тот факт, что подрыв идеи абсолютной адаптации видов был связан у Дарвина с оценкой приспособительных возможностей вида в целом, функционирующего в стабильном или изменившемся сообществе.¹ Однако в 1854 г. Дарвин лишь начал искать аргументы или, скорее всего, они сами собой стали появляться в пользу важности биотических отношений в эволюции, он еще не избавился от старых эволюционных идей и оставался „пунктуалистом”. Дарвин продолжал верить, что стадия вида в первую очередь определяется абиотическими факторами и геологическими процессами. Число мест в экономии природы является строго ограниченным. В случае инвазии межвидовая борьба будет крайне интенсивна и приведет к вымиранию ряда видов. Вымирание высвобождает места в экономии природы, и это дает возможность внедриться

¹ Майр видел причину появления идеи относительной адаптации у Дарвина в принятии вероятностной природы действия естественного отбора. Исторически это неверно. В 1844 г. Дарвин достиг вероятностной теории естественного отбора и одновременно придерживался идеи абсолютной адаптации организмов и видов. Интересно, что, аргументируя свою точку зрения, Майр цитировал отрывок из Дарвина, в котором речь идет об адаптации вида, а не внутривидовых вариантов (Mayr, 1964, p. XVII).

пришельцам. В лайелевской экологии природа хотя и является стабильной, однако подвергается периодическим перестройкам. Перестройки касаются изменений видового состава сообществ и не связаны с изменением видов. Дарвин же был в 1854 г. не только эволюционистом, но и автором теории естественного отбора. Что же тогда мешало ему избавиться от старых эколого-эволюционных идей?

Дело в том, что в заметке 1854 г. Дарвин обсуждал роль биотических отношений в географическом распространении видов, не затрагивая специально вопроса об их эволюционной роли. Но так как Дарвин уже приступил к подготовке будущего труда по теории эволюции, то, быть может, эволюционные проблемы помимо его желания „всплыли” сами по себе. Поэтому заметку 1854 г. можно рассматривать как потенциальный источник будущих воззрений. Благодаря биогеографическим изысканиям Дарвин лишь усомнился в абсолютном совершенстве адаптаций. Сомнение могло породить цепь других вопросов, на которые требовалось искать ответы. Существуют ли пределы совершенствования адаптаций и каким образом происходит сам процесс совершенствования? Способна ли сама природа без внешней „интервенции” решать столь сложные задачи?

В этой связи особый интерес приобретают слова Дарвина из уже цитированного сентябрьского письма 1859 г. к Лайелю. Дарвин писал, что в течение многих лет он не только переоценивал влияние климата, но и придерживался ошибочных взглядов на экономию природы. Следовательно, в трудах Дарвина 1856—1859 гг. следует искать ответы на поставленные вопросы. Лучше всего начать с изложения самых зрелых идей, которые содержатся в „Происхождении видов”. Тогда легче будет искать и оценивать творческие пути Дарвина.

Новый взгляд Дарвина на изменчивость сделал ее возникновение независимым от геолого-географических изменений. Идея о большом запасе и разнообразии изменчивости в природе оказалась несовместимой с представлениями о совершенной адаптации, регулирующей появление изменчивости в строго фиксированных пределах и лишь при особых обстоятельствах. Надо было найти, так сказать, способы и пути применения столь богатой и разнообразной изменчивости. Логика и структура зрелой концепции Дарвина, хотя, быть может, и несколько схематично, но достаточно четко видны в 3-й и 4-й главах „Происхождения видов”. Новые историко-научные материалы целиком подтверждают версию, что в середине 50-х гг. взгляды Дарвина на эволюционный процесс претерпели коренные изменения. Об этих материалах речь пойдет позднее. А сейчас воспроизведем логику дарвиновской концепции.

Высвободив возникновение эволюционно значимой изменчивости из-под контроля изменений в абиотических факторах среды, следующим исследовательским шагом Дарвин разорвал причинно-следственную связь между геолого-географическими изменениями и действием естественного отбора. Если в 1844 г. из закономерности тенденции организмов к размножению в геометрической прогрессии

Дарвин вывел два принципиально разных следствия (см. с. 50), то теперь из этой же идеи выведено одно следствие. Эволюция может протекать даже при стабильных внешних условиях. Естественный отбор работает постоянно без всяких остановок.

Большой постоянный запас изменчивости составляет лишь строительный материал эволюции. Что же побуждает непрерывно использовать этот материал? Если адаптации совершенны, то изменчивость действительно не нужна, так как она может лишь разрушить совершенное и абсолютное. Но допустим, что адаптации не являются предельно совершенными. Что же тогда побуждает их специализацию?

Из идеи о сверхплодовитости организмов и ограниченности ресурсов, способных поддержать геометрический рост населения вида, Дарвин логически вывел борьбу за существование в качестве универсального явления природы. Понятие борьбы за существование, как он писал, использовалось им в широком смысле. В нее он включил внутри- и межвидовую конкуренцию за ограниченные ресурсы. Часть населения вида уничтожается хищниками и паразитами. „Я должен предупредить, что применяю этот термин (борьба за существование. — Я. Г.) в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства” (Дарвин, 1939г, с. 316). В результате борьбы за существование всегда выживает лишь часть потомства каждого поколения. Чтобы виду выжить в условиях постоянного биотического пресса, необходим большой запас изменчивости. Выживание организмов в борьбе за существование носит не случайный характер. В силу частичной наследственности индивидуальных изменений и индивидуальных различий избирательное выживание организмов в ряду поколений будет переходить в дифференциальное размножение. На основе непрерывного накопления изменений происходит совершенствование адаптаций ко всей совокупности биотических и абиотических факторов среды. Выдвижение на первый план биотических отношений и их популяционно-эволюционная интерпретация были важнейшим новшеством дарвиновой концепции эволюции и дают право на суждение, что Дарвин создал свою концепцию борьбы за существование, принципиально отличную от идей предшественников.

Борьба в природе никогда не затухает. Вид все время должен обладать запасом изменчивости, так как никогда заранее не известно, какие из изменений получают преимущество в борьбе за существование и тем самым потребуются для совершенствования адаптаций. Из анализа 3-й главы „Происхождения видов” вполне четко видно, что синэкологический подход Дарвина в соединении с идеей о большом запасе изменчивости в природе и ее независимом возникновении от изменений в абиотических факторах создал новые представления о природе эволюции в целом и естественном отборе

в частности. Идея смен совершенных адаптаций была заменена идеей адаптации как постоянно совершенствуемого процесса.

Вид никогда не бывает абсолютно адаптирован к биотическому окружению. Более того, появление нового дочернего вида делает родительский вид лишь сравнительно хорошо приспособленным и автоматически ведет к относительной приспособленности предкового вида. Биотические отношения постоянно создают новые эволюционные ситуации. По сути дела средствами биогеографии в соединении с трактовкой вида во времени Дарвин одновременно фальсифицировал идею абсолютно совершенной адаптации и создал модели, подтверждающие его новую концепцию.

В 3-й главе „Происхождения видов” Дарвин привел ряд примеров о перестройке фауны и флоры в результате введения новых видов в данную местность (1939г, с. 321). Особенно важны были данные о конкурентном замещении видов в различных географических районах (там же, с. 325). Он выполнил серию наблюдений и экспериментов по выяснению причин вытеснения различных видов травянистых растений местной флоры в случае инвазии (там же, с. 319). Новая оценка биотических отношений, в особенности конкуренции, хорошо видна в следующих словах: „Что климат действует главным образом косвенно..., мы ясно видим из того громадного числа растений, которые превосходно выносят климат в наших садах, но которые никогда не натурализуются, так как не могут конкурировать с нашими местными растениями или противостоять нашим местным животным” (там же, с. 320).

Дарвин анализировал действие естественного отбора при сильном давлении внутривидовой конкуренции и отмечал преимущества, которые будут на стороне более плодовитых особей или организмов, более эффективно эксплуатирующих ресурсы. Он буквально на одной странице ищет самые разные доказательства эволюционной роли межвидовой конкуренции. Степень экологического сходства Дарвин измерял таксономической близостью видов. „Истинность того положения, что наибольшая сумма жизни осуществляется при большом разнообразии строения, очевидна во многих естественных условиях... Так, например, я нашел, что участок дерна размером четыре фута на три, находившийся в совершенно одинаковых условиях, вмещал 20 видов растений, относившихся к 18 родам и 8 семействам, что доказывает, как резко эти растения между собой различались. То же самое можно сказать и относительно растений и насекомых маленьких островков, а также маленьких пресноводных прудов” (там же). Дарвин четко представлял себе роль межвидовой конкуренции в контроле за видовым разнообразием в сообществах.

Хищники также создают селективный пресс. На ряде видов беспозвоночных животных Дарвин показал, что животные, подвергающиеся интенсивному уничтожению со стороны хищников, вынуждены покрывать огромную гибель за счет интенсивного размножения.

Пользуясь современной терминологией, можно сказать, что эволюционная стратегия таких видов определяется r-отбором.

А вот и слова Дарвина, прямо свидетельствующие о том, что конкурентная трактовка действия естественного отбора на уровне сообщества непосредственно вела к ликвидации представлений об абсолютном совершенстве адаптаций. „Так как естественный отбор действует путем конкуренции, то он приспособляет и совершенствует обитателей каждой страны только по отношению к другим ее обитателям; поэтому нам нечего удивляться тому, что виды какой-либо страны, хотя они с обычной точки зрения созданы и специально приспособлены для этой страны, побеждаются и вытесняются натурализованными организмами других стран... Не следует изумляться и тому, что все приспособления в природе, насколько мы можем судить, не абсолютно совершенны... Согласно теории естественного отбора, скорее представляется удивительным то, что не открыто еще большего числа подобных случаев отсутствия абсолютного совершенства” (там же, с. 653).

Если в 1854 г. взгляды Дарвина на роль биотических отношений в эволюции лишь зарождались, а в „Происхождении видов” получили зрелую трактовку, то в промежутке между 1854 и 1858 гг. следует искать источники, которые могут засвидетельствовать рост и развитие новых идей. Помимо переписки Дарвина имеется такой обширный источник, как „Естественный отбор”. Действительно, точная датировка глав, написанных для „Естественного отбора”, дает возможность многое понять из „творческой кухни” Дарвина.

Для „Естественного отбора” написание главы о борьбе за существование было завершено к 3 марта 1857 г. Выводя универсальность борьбы за существование из закона Мальтуса, Дарвин сделал ссылки и на предшественников (Б. Франклин, Ж. Бюффон, К. Линней). Из идеи о том, что все органические существа подвергаются борьбе за существование, следовал вывод: „Я не вижу пределов совершенствования посредством естественного отбора” (Darwin, 1975, p. 175). Измеряя экологическое сходство видов их таксономической близостью, Дарвин сделал поправку, которая не вошла в „Происхождение видов”. Таксономическая близость связана с общностью происхождения, а у родственных видов родственны и привычки, что и создает суровость борьбы (ibid., p. 201). В главе содержится большой фактический материал с указанием источника. Однако в „Происхождении видов” в главе о борьбе за существование анализируется более широкий круг вопросов. В незаконченной рукописи часть вопросов рассматривается в главе, посвященной естественному отбору. Речь прежде всего идет о принципе многообразия (principle of diversity) и преимуществах, доставляемых разнообразием строения для сосуществования видов. В „Происхождении видов” сформулировано положение о том, что разнообразие форм есть результат борьбы за существование. В „Естественном отборе” этого тезиса еще нет. Однако анализ принципов многообразия, идей об относительности адаптации и экономии

природы в незаконченной рукописи дает возможность приблизиться к хронологическому и логическому порядку возникновения новых воззрений, установить, когда возникли окончательные формулировки, вошедшие в „Происхождение видов” или, напротив, почему-то не вошедшие в это издание.

Написание главы о естественном отборе (за исключением раздела о дивергенции) было завершено к концу марта 1857 г. (Darwin, 1975, p. 214–227). Лейтмотивом главы стала популяционно-селекционная интерпретация борьбы за существование. В центр дарвиновой трактовки борьбы за существование был поставлен индивид и индивидуальные различия в качестве материала для действия естественного отбора. Дарвин сосредоточил внимание на взаимодействиях особей, т. е. развил широкий популяционный подход. „Индивидуум, обладающий слабым благоприятным изменением, сохраняется или естественным образом отбирается и во многих случаях склонен передавать новшество потомству (ibid., p. 214). Слово „индивидуум” Дарвин выделил курсивом.

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” (ibid., p. 216). Хорошо видно, как новая трактовка борьбы за существование дала ключ к объяснению природы адаптаций. По-видимому, не случайно, что представления об относительности адаптации впервые были ясно изложены Дарвином в марте 1857 г. (см.: Darwin, 1975, p. 214–219). Четко видна и антителеологическая направленность новой идеи. „Каждое существо в любой стране несомненно адаптировано к условиям существования настолько совершенно, насколько это позволяет ему бороться с конкурентами” (ibid., p. 219). Далее Дарвин продолжил эту нить рассуждений: „Не существует страны, в которой все поселенцы были бы совершенно адаптированы к ее условиям существования” (ibid.).

Из приведенных отрывков отчетливо виден переход Дарвина от динамики индивидов в популяции к динамике видов в сообществе. Дарвин вновь упомянул инвазию в качестве причины, выявляющей относительный характер адаптации: не существует территории, в которую не смог бы внедриться новый вид. В „Происхождении видов” этот тезис получил расширенную оценку: „Естественный отбор стремится лишь сделать каждое органическое существо столь же совершенным или немного более совершенным, чем другие обитатели той же страны, с которыми ему приходится конкурировать. И мы видим, что таково мерило совершенства, достигаемого в природе. Туземные произведения, например Новой Зеландии, совершенны, если сравнивать их друг с другом, но в настоящее время они быстро уступают натиску легионов растений и животных, ввозимых из Европы. Естественный отбор не создает абсолютного совершенства...” (Дарвин, 1939г, с. 420). Этот отрывок представлялся Дарвину

особенно совершенным, так как „прошагал” путь от первого (Darwin, 1859, p. 201–202) до цитируемого 6-го издания без каких-либо изменений.

Если адаптации не абсолютно совершенны и если существует большой запас изменчивости, то адаптацию всегда можно улучшить. Таким образом, новый синэкологический подход Дарвина, соединенный с теорией естественного отбора, не только высвободил эволюционный процесс из-под контроля абиотических факторов среды, но и вел к представлениям о безграничности эволюции. Не существует пределов совершенствования адаптации видов к динамичной биотической среде. Весной 1858 г. Дарвин сделал добавление к главе о естественном отборе, в котором указал на неограниченные возможности совершенствования организмов путем разделения труда (Darwin, 1975, p. 247–248).

Разделение труда в группах всегда ведет к росту многообразия жизни. Но если путем разделения труда можно бесконечно совершенствовать адаптации, то не должно существовать пределов многообразия жизни на земле. Разделение труда будет создавать новые „места” или, как теперь говорят, ниши, в сообществах и экосистемах. Открываются новые эволюционные возможности для всех обитателей данной страны и причем без всяких геологических изменений. Хотя Дарвин пользовался старыми линнеевскими понятиями „экономия природы” и „политика природы”, его взгляды принципиально отличались от предшественников и вели к созданию новой эволюционно динамичной концепции природы.

Обосновывая идею о важности разделения труда в группах организмов, Дарвин опирался на идею А. Мильн-Эдвардса о прогрессивном характере специализации органов. Он широко использовал эту аналогию. „Преимущества, доставляемые обитателями данной страны разнообразием их строения, в сущности те же, которые доставляются индивидуальному организму физиологическим разделением труда между различными организмами, – вопрос, столь превосходно освещенный Мильн-Эдвардсом” (ibid., p. 356).

В 1857 г. Дарвин четко сформулировал мысль о том, что число мест в экономии природы не является строго фиксированным и определяется прежде всего биотическими отношениями. „Направление, в котором естественный отбор будет действовать, и его сила действия на любой организм главным образом будут зависеть от существующих мест в естественной экономии природы любой страны, которые еще не заняты или полностью не заняты. А это зависит от числа, природы и отношений поселенцев региона, которые являются более важными, чем физические условия. Следовательно, я заключаю, что связь организма с новой сетью существ (в результате миграции. – Я. Г.) или с другой численной пропорцией старых поселенцев, быть может, самый важный из всех элементов структурных изменений (ibid., p. 271).

Связь между новой дарвиновой трактовкой экономии и политики природы и непрерывностью эволюционного процесса хорошо

видна в следующих словах: „Проявление изменчивости в нужном направлении предполагает, что имеются места в политике природы, которые могут быть лучше заполнены поселенцами, после того как они подвергнутся некоторой модификации: существование поэтому незанятых или не полностью занятых мест является самым важным элементом в действии естественного отбора” (ibid., p. 252).

Итак, в 40-е гг. попытка Дарвина развить концепцию эволюции на основе естественного отбора основывалась на двух допущениях, широко принятых натуралистами, философами и теологами: во-первых, изменчивость в природе лимитирована; во-вторых, существуют фиксированные пределы величины (суммы) многообразия форм на земле. Две „лимитные” идеи определили во многом структуру будущей теории Дарвина. К середине 50-х гг. он отказался от обеих идей. Каким путем Дарвин избавился от первой идеи, нами подробно рассматривалось в предыдущем параграфе.

Гораздо труднее выявить творческий путь Дарвина, приведший к элиминации второй идеи, поскольку он целиком пользовался понятийным аппаратом, заимствованным из „Принципов геологии” Лайеля. В старой концепции экономии природы межвидовая борьба признавалась лишь в качестве регулятора видового разнообразия. Совершенно ясно, что отказ от идеи фиксированного многообразия жизни был связан с общей оценкой роли биотических отношений в эволюции. Э. Майр полагает, что разрыв Дарвина с концепцией баланса природы связан с тем, что гениальный натуралист в центре внимания поставил внутривидовую конкуренцию. Это привело к открытию естественного отбора. Старая же концепция баланса природы основывалась на типологических идеях о межвидовой конкуренции, в которой „действующими” единицами являются виды, а не индивиды. При таком подходе, по мнению Майра, невозможно развить эволюционный подход (Mayr, 1982). Органический мир мыслится в целом как статичная система, в пределах которой периодически возникают ее „возмущения” (локальное вымирание и локальное творение видов).

Однако следует вспомнить, что в 1838–1839 гг. Дарвин развил идею о важной эволюционной роли внутривидовой конкуренции. Вместе с тем идея о естественном отборе, действующем на основе внутривидовой конкуренции, не затронула область межвидовых отношений. Концепцию естественного отбора Дарвина историк науки С. Швебер образно назвал „индивидуалистической” (Schweber, 1980). И в 1844 г. идеи естественного отбора и совершенной адаптации мирно сосуществовали в рамках одной концепции. Идею об относительной адаптации можно было развить, лишь экстраполировав „индивидуалистский” подход на область межвидовых отношений. М. Гизелин в статье „Индивид в дарвиновой революции” тонко подметил, что революционные шаги в мышлении Дарвина были связаны с перенесением акцента с типа или вида на индивид (Ghiselin, 1971).

Хотя еще не обнаружены материалы, подтверждающие связь между генетическими и экологическими воззрениями Дарвина, можно догадываться, что популяционная концепция борьбы за существование рождалась в тесном контакте с возникновением идеи о важной роли индивидуальных различий в эволюции. В середине 50-х гг., вновь сконцентрировав внимание на индивиде, Дарвин как бы завершил логическую цепь умозаключений, которая родилась в конце 30-х гг. Вершиной синэкологического подхода к трактовке явлений адаптации стала идея об ее относительном характере. Благодаря этой же логике две фундаментальные проблемы происхождения адаптаций и многообразия 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.

3. Принцип дивергенции

В 1876 г. в „Автобиографии” Дарвин хорошо изложил суть принципа дивергенции и его происхождение: „...в то время (1844 г. – Я. Г.) 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 ее решению. Проблема эта – тенденция органических существ, происходящих от одного и того же корня, расходиться, по мере того как они изменяются в своих признаках. Тот факт, что они изначально разошлись, 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 это, как я полагаю, состоит в том, что измененное потомство всех господствующих и количественно возрастающих форм имеет тенденцию приспособиться к многочисленным и весьма разнообразным (по своим условиям) местам в экономике природы” (1959в, с. 228).

Действительно ли в 1844 г. Дарвин случайно „упустил” из виду проблему дивергенции? Трудность решения вопроса состоит в том, что во многих исследованиях не проводится различий между дивергенцией как свершившейся эволюционной историей (явление дивергенции) и принципом дивергенции как сложным теоретическим обобщением, со сложной историей формирования (см., например: Vlackman, 1980).

В 1842 г. Дарвин рассматривал дивергенцию признаков в качестве побочного следствия видообразования, протекающего в условиях географической изоляции популяций. В 1844 г. Дарвин развил ранее достигнутое объяснение явлений таксономической дивергенции происхождением от общего предка и вымиранием видов.

Находясь в поиске путей прямого приложения теории естественного отбора к объяснению дивергенции, а также в поиске свойств видов — основателей крупных таксонов, Дарвин пришел к заключению о возможности в ряде случаев видообразования при отсутствии географической изоляции. В обоих случаях естественный отбор использовался для объяснения дивергенции через анализ процессов видообразования. Вместе с тем еще в конце 30-х гг. Дарвин пришел к выводу об отсутствии прямой зависимости между видообразованием и морфологической эволюцией (см. с. 65). Следовательно, в 30–40-е гг. Дарвин не нашел прямой логической связи между дивергенцией и действием естественного отбора. Поэтому не может быть и речи о формулировке в те годы принципа дивергенции.

В историко-научном плане интересна следующая постановка вопросов: что препятствовало формулировке принципа дивергенции в 30–40-е гг.? Каковы были теоретические предпосылки для возникновения радикально новых воззрений Дарвина на природу высших таксонов и классификацию? Скорее всего, ответы следует искать в том, что принцип дивергенции нельзя было развить, не отказавшись от старых генетических и экологических взглядов, таких, например, как существование строго фиксированных пределов изменчивости в природе и многообразие жизни.

Господство аутоэкологического подхода к трактовке факторов эволюции закрывало Дарвину пути приложения теории естественного отбора к объяснению дивергенции признаков. Экологические воззрения Дарвина 30–40-х гг. не вышли за рамки старых концепций баланса и экономии природы и в своей основе были статичными. Гибель аутоэкологического селекционизма и „пунктуалистской” модели эволюции Дарвина явилась необходимым условием для формирования в последующие годы теоретических предпосылок, приведших в конечном итоге к развитию принципа дивергенции. В формулировке принципа дивергенции как бы сошлись все новые исследовательские линии Дарвина, и этот принцип, быть может, лучше всего выражает суть зрелой теории. Не случайно Дарвин приравнивал по значимости принцип дивергенции к теории естественного отбора. В письме к Дж. Гукеру от 8 июня он писал: „Принцип дивергенции вместе с естественным отбором составляет краеугольные идеи моей книги” (Darwin, 1903b, p. 109). В самом деле, наконец-то ранний „пунктуализм” Дарвина был трансформирован в более современную версию, согласно которой часть видов может претерпевать дивергенцию, а другая часть может оставаться стабильной в течение длительных промежутков времени, что и нашло наглядное отображение в схеме дивергенции, приложенной к „Естественному отбору” и „Происхождению видов”.

Уже отмечалось, что синэкологическая трактовка естественного отбора родила принципиально новое объяснение природы адаптаций. Естественный отбор, ведущий к „разделению труда” в группах и экологической специализации видов, может бесконечно совершенство-

вать адаптации. И число видов на земле не является строго фиксированным. Возникновение новых видов не требует вымирания старых. Многообразие жизни может увеличиваться путем разделения ресурсов. Так были разрушены старые концепции совершенной адаптации, баланса и гармонии природы.

Синэкологическая концепция естественного отбора содержала в себе большие возможности и для нового объяснения природы линнеевской иерархии и, соответственно, происхождения надвидовых таксонов. Дарвиновский принцип дивергенции можно было развить именно на основе представлений о биотических отношениях как факторе, создающем новые эволюционные ситуации. Расхождение признаков ослабляет интенсивность конкуренции и тем самым всячески „поощряется“ естественным отбором. А поскольку существует большой запас изменчивости, то тенденция к расхождению признаков становится постоянно проявляющейся закономерностью — следствием в действии естественного отбора.

В „Происхождении видов“ хорошо видно, как принцип дивергенции включен в более общую теорию естественного отбора и выведен в качестве ее следствия, со всеми вытекающими приложениями к проблеме классификации. „Естественный отбор, вытекающий из борьбы за существование и почти неизбежно приводящий к вымиранию форм и расхождению признаков у потомков каждого прародительского вида, объясняет эту важную и общую черту в родстве всех организмов, именно их расположение группами, подчиненными одна другой“ (Дарвин, 1939г, с. 622).

Очевидно, что за этими скупыми словами Дарвина стоят новые воззрения, позволившие прямо приложить теорию естественного отбора к объяснению природы классификации и макроэволюции. Следует воспроизвести концептуальную структуру принципа дивергенции и объяснить простую логическую связь между новой концепцией естественного отбора и проблемой классификации организмов, связь, которую Дарвин нашел не сразу и не так-то просто.

В природе всегда существует большой запас внутривидовой изменчивости, позволяющей виду адаптироваться к различным местообитаниям, включая и другие организмы. Адаптации и „разделение труда“ (специализации) подразделяют вид на вариететы, которые являются зарождающимися видами. Чем больше вариетет будет уклоняться от родительского вида, тем больше шансов на его сохранение, так как откроется больше возможностей для создания своего места в экономике природы. Разделение труда ведет к тому, что на территории может ужитья тем больше видов, чем более они различаются по потребностям и привычкам. Естественный отбор, объясняющий совершенствование адаптаций, одновременно способен объяснить возникновение видов из вариететов и происхождение надвидовых таксонов. Различия между видами и надвидовыми таксонами определяются степенью дивергенции признаков. Таксономическая дивергенция есть результат действия естественного отбора,

создающего множество адаптаций и специализаций. Следовательно, естественный отбор способен прямо объяснить природу классификации организмов: разделение труда в группах, специализация видов в использовании спектра ресурсов объясняют, почему группы включаются друг в друга и соподчиняются. Хотя Дарвин и не пользовался выражением „экологическая ниша”, но так и напрашивается это выражение для характеристики его эволюционно-экологических взглядов, в которых ведущая роль принадлежит биотическим отношениям.

Экологические взгляды Дарвина несут „прямую ответственность” за установление тесной связи между теорией естественного отбора и теорией классификации. Именно в этом аспекте историк биологии Д. Кон очень четко и емко сформулировал суть принципа дивергенции. Принцип дивергенции включает такой взгляд на живую природу, при котором эволюционный процесс сам по себе создает новые эволюционные возможности (Kohn, 1981).

Принцип дивергенции позволил развить и обогатить принципы эволюционной систематики. Как и в 1844 г., Дарвин признал генеалогию в качестве основополагающей идеи классификации. „Расположение групп внутри каждого класса в должном подчинении и отношении друг к другу, чтобы быть естественным, должно быть строго генеалогическим” (1939г, с. 612). Однако в отличие от более ранних взглядов Дарвин полагал, что „генеалогия сама по себе не дает классификации” (Darwin, 1960a, p. 42). Он сделал шаг вперед: „Размер (разрядка Дарвина) различий в разных ветвях или группах, находящихся на одной и той же степени кровного родства с общим предком, может колебаться весьма значительно, так как он зависит от разных степеней изменений, пройденных этими группами; это и выражается размещением форм по разным родам, семействам, подотрядам и отрядам” (Дарвин, 1939г, с. 612). Ссылаясь на диаграмму к 4-й главе, 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 эволюировали в 15 современных родов. Потомки A и I сейчас составляют различные семейства или даже отряды. „Но существующий род F¹⁴, как можно предположить, изменился лишь в слабой степени и может совпадать с прародительским родом F, пример чему представляют немногие еще существующие организмы, относящиеся к силурийским родам” (там же).

Итак, генеалогией и вымиранием видов нельзя объяснить естественную иерархию таксонов. Естественный отбор, действующий в сторону дивергенции, может быть причиной возникновения надвидовых таксонов и при условии отсутствия массового вымирания видов. Благодаря новому взгляду на природу эволюционного процесса Дарвин продвинулся в понимании естественной системы. „Таким образом, естественная система представляет генеалогическое распределение существ, как в родословном древе, но размер изменений.

пройденных разными группами, выражается в размещении их по разным так называемым родам, семействам, подотрядам, отрядам и классам" (там же, с. 613). В современных исследованиях принцип дивергенции является как бы демаркационной линией, разделяющей так называемых эволюционных систематиков и кладистов (см.: Simpson, 1961; Mayr, 1974; Тахтаджян, 1980).

В самом деле, современные сторонники и эволюционной систематики и кладистического анализа ссылаются на Дарвина как на основоположника. Лучше всего пояснить это на примере 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 объему рептилиям и млекопитающим.

Таким образом, система становится более информативной и в то же время не делается искусственной, так как модификация (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 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 дивергенции 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 на основе глубокого знания эмбриологии, морфологии, биogeографии и экологии.

Можно ли проследить „генеалогия" принципа дивергенции?

Выражение „принцип дивергенции” Дарвин впервые употребил в письме к Дж. Гукеру в связи с изучением близкородственных видов британской флоры. Письмо датировано 22 августа 1857 г. (Darwin, 1903b, p. 99). В марте этого же года он написал страничку о дивергенции признаков (не пользуясь выражением „принцип дивергенции”) для книги „Естественный отбор” и отнес ее к 6-й главе, посвященной теории естественного отбора. Первое последовательное изложение принципа дивергенции появилось в письме к Аза Грею от 5 сентября 1857 г. И позднее Дарвин затратил много усилий, чтобы понять, почему виды со временем дивергируют. В мае—начале июня 1858 г. Дарвин написал раздел о принципе дивергенции для планируемой книги „Естественный отбор”. В процессе подготовки „Происхождения видов” он продолжал совершенствовать понимание этого принципа.

Хотя теория Дарвина эволюировала, его творчество постоянно в одном отношении. Он всегда максимально использовал экстраполяцию. Ключевой тезис дарвиновой теории об отборе малых изменений как универсальном механизме эволюционной истории был построен преимущественно (возможно, за исключением изучения вымерших и рецентных форм усконогих раков) на изучении современных популяций и видов. Анализируя современные виды в сравнительном плане, Дарвин делал выводы о путях эволюции. Аналогичным образом создавался и принцип дивергенции. Лишь в таком контексте становится понятным то, почему во всех изложениях принципа дивергенции анализ начинается с разбора принципа многообразия (the principle of diversity).

И все же, несмотря на такой „инвариант”, каждое новое изложение обогащалось новым видением проблемы. Дарвин настойчиво искал новые пути приложения теории естественного отбора к объяснению эволюционного происхождения многообразия. Быть может, в этом и заключается решающий аргумент в пользу того, что „новая экология”, включенная в теорию естественного отбора, явилась важнейшей теоретической предпосылкой для развития принципа дивергенции.

Уже в письме к Аза Грею анализ начат с принципа многообразия. „Одна и та же площадь может поддержать тем большее количество жизни, чем разнообразнее населяющие ее формы. Мы усматриваем это в многочисленности родовых форм, уместающихся на одном квадратном метре газона, и в том, что растения или насекомые на каком-нибудь острове с однообразным строением почти всегда относятся к такому же числу родов и семейств, как и видов” (Дарвин, 1939в, с. 243). Принцип многообразия был известен давно натуралистам и использовался для доказательства того, что близкородственные виды создавались в условиях географической изоляции (О. Декандоль). Последний широко обсуждал эту тему и показал, что в течение последних 3,5 столетий в Европе натурализовалось 64 вида растений, которые принадлежали к 46 родам и 24 отрядам. Аза Грей сделал

сходный анализ за этот же период времени для Северной Америки. На этой части материка натурализовалось 184 вида растений, которые принадлежат к 120 родам и 38 отрядам. Дарвин сам убедился в справедливости принципа многообразия во время пребывания на Галапагоссе. „В течение нескольких недель я внимательно собрал всех Coleoptera. Всего было собрано 24 вида, которые принадлежали к 18 родам и 17 семействам” (Darwin, 1975, p. 231).

В сентябре 1857 г. Дарвин видел преимущество многообразия форм, населяющих одну территорию, в том, что увеличивается продуктивность сообщества. „Мы знаем, как это экспериментально доказано, что известный участок земли, засеянный несколькими видами и родами трав, дает больше сена, чем если он будет засеян только двумя или тремя видами” (1939в, с. 243).

В незаконченной рукописи „Естественный отбор” Дарвин прямо поставил вопрос о необходимости дать эволюционное объяснение самому принципу дивергенции. И при решении этого вопроса он опирался на идеи о разделении труда в группах и об экологической специализации видов. Это позволило Дарвину тесно связать проблемы происхождения адаптаций и многообразия жизни. В итоге Дарвин сумел показать адаптивную природу дивергенции признаков, а следовательно, и роль естественного отбора в происхождении видов и надвидовых таксонов. „Точка зрения, что наибольшее число органических существ (или, более точно, наибольшая сумма жизни) может быть поддержано на любом ареале путем наибольшей величины их диверсификации, фактически является доктриной разделения труда, как она пропагандировалась Мильн-Эдвардсом” (Darwin, 1975, p. 233). Далее Дарвин показал, как само разделение труда объясняется борьбой за существование и естественным отбором. „Очевидно, что больше потомков от плотоядных животных может быть поддержано в любой стране, если некоторые путем длительной модификации и путем естественного отбора приспособились к охоте за жертвами малых размеров, другие охотятся за жертвами больших размеров, живущих в поле, лесе или в воде” (ibid., p. 234).

Идея о разделении труда в группах привела к падению представлений об абсолютно совершенной адаптации и способствовала появлению идеи о безграничности эволюции. Опора на идею разделения труда при объяснении многообразия форм позволила Дарвину развить идею безграничности эволюции, но в ином разрезе, а именно, потенциальной безграничности дивергенции. „По-видимому, не существует пределов в числе модифицированных потомков, которые произошли, скорее всего, от наиболее благоприятной формы” (ibid., p. 246). Этот вывод стал возможным благодаря падению старой концепции баланса и экономии природы. Любая страна способна поддерживать „значительно больше видовых форм, чем природа их создала” (ibid.).

Если естественный отбор, дивергенция признаков и вымирание видов действуют с момента возникновения жизни, то чем ограничено

число видов? Во-первых, естественный отбор действует медленно, путем накопления малых изменений. Во-вторых, „нет очевидной пользы в большей величине модификации, чем адаптация органических существ к различным местам в экономии природы. Структура каждого органического существа стоит в наиболее прямом и важном соотношении ко многим другим организмам, и, по мере того как последние растут в числе и разнообразии организации, условия будут становиться все более и более сложными и их потомки могут становиться все более приспособленными путем дальнейшего разделения труда... Величина жизни не зависит от неорганических условий, если виды существуют в одной стране, а зависит от числа видов” (ibid., p. 247). В качестве общего заключения Дарвин повторил: „Я не вижу пределов числу модифицированных потомков, которые могли произойти от наиболее благоприятных форм” (ibid., p. 248).

В „Происхождении видов” Дарвин очень четко провел мысль, что разделение труда в группах, экологическая специализация видов, улучшающая свойства организмов в эксплуатации ресурсов, выступают причиной таксономической дивергенции. Дарвин еще более тесно связал анализ причин многообразия видов, населяющих территорию (экономия природы), и рассмотрение филетической дифференциации в пределах крупного таксона. И в этом труде он опирался на идеи Мильн-Эдвардса. „Ни один физиолог не сомневается в том, что желудок, приспособленный к перевариванию исключительно растительных веществ или исключительно мяса, извлекает из них наибольшее количество питательных веществ. Так и в общей экономии какой-нибудь страны: чем больше, чем полнее разнообразие животных и растений, приспособленных к разному образу жизни, тем больше число особей, которые там могут прожить. Группа животных, организация которых представляет мало разнообразия, не выдержала бы конкуренции с другой группой, организация которой более разнообразна” (Дарвин, 1939г, с. 355). Так, например, сумчатые Австралии являются слабо дифференцированной группой и поэтому сильно уступают в конкуренции европейским хищным, жвачным и грызунам – хорошо выраженным отрядам. Можно даже предположить, что млекопитающие Австралии находятся на ранней стадии дифференциации (там же).

Приложение принципа многообразия к объяснению филетических дифференцировок в таксономических группах в конечном итоге позволило Дарвину показать роль естественного отбора в морфологической эволюции, а также понять то, что эволюционный прогресс группы способствует повышению успеха в борьбе за существование. Дарвин как бы замкнул цепь прямых и обратных связей между причинами и закономерностями эволюционного процесса. Если дивергенция есть общая закономерность эволюции и результат действия естественного отбора, то необходимо найти самый общий аргумент, доказывающий это фундаментальное положение. Необходимо найти такой логический путь, который с неизбежностью привел бы

к выводу, что дивергенция признаков проявляется от первых шагов внутривидовой дифференциации до происхождения таксонов любого ранга. Дарвин увидел самый общий аргумент в не раз зарекомендовавшей себя идее о сверхплодовитости организмов и в идее о виде, основателе крупных таксонов, как широко расселенном, ареал которого охватывает много разнообразных местообитаний. В итоге принцип дивергенции явился решающим и самым зрелым доказательством постоянства эволюции, ее независимости от изменений в абиотической среде.

У широко расселенного вида высокая плодовитость, создавая популяционное давление, не обязательно приведет к перенаселению. На основе индивидуальных различий естественный отбор может создать много сортов, которые приспособлены к разнообразным местообитаниям. Чем больше сорт будет уклоняться от родительской формы, тем больше вероятность того, что он сохранится и закрепится в эконии природы. Такова логика идеи о сорте как зарождающемся виде. В 4-й главе рукописи „Естественный отбор” Дарвин всячески настаивал на тесной связи между индивидуальной изменчивостью, сортом и видом. В 6-й же главе, анализируя принцип дивергенции, Дарвин основное внимание уделил выявлению различий между сортом и видом. Степень дивергенции – вот что превращает сорт в самостоятельный вид.

В идее о сорте как зарождающемся виде Дарвин нашел новые доказательства того, что широко расселенные виды могут стать основателями крупных таксонов. Именно структура таких видов характеризуется наличием большого числа сортов, что позволяет видам широко расселиться и стать доминантными (Darwin, 1975, р. 244). Потомки доминантных видов также будут наиболее перспективными в эволюционном отношении. В природе имеет место непрерывный естественный отбор тех сортов, которые во всех аспектах наиболее дивергировали от родительского типа, но все еще широко наследуют те преимущества, которые сделали их родителей доминантными и широко распространенными видами, заполнившими много новых и широко разнообразных мест в эконии природы (ibid.).

Если величина дивергенции превращает сорт в самостоятельный вид, то нет оснований для сомнения в том, что аналогичная закономерность не действует на уровне вид – род и т. д. Анализ принципа многообразия подтверждает справедливость вывода и делает возможным построение единой картины эволюционного процесса. С целью более разнообразного и глубокого обоснования дивергенции как универсальной закономерности эволюции Дарвин даже ставит в качестве самостоятельного вопроса влияние дивергенции на направленность в действии естественного отбора. Такой ход мысли используется для объяснения того, почему нарастают различия между двумя видами одного рода, предки которых существовали как сорта. Отсюда следует вывод о единстве механизмов

в происхождении таксонов любого ранга. Следовательно, принцип дивергенции содержит в себе эволюционное объяснение того, почему живая природа охватывается единой иерархической системой (ibid., p. 249).

Принцип дивергенции давал ответ на вопрос, почему живая природа (биосфера) со временем должна становиться более сложной. Лишь получив ответ на этот вопрос, Дарвин поверил в прогрессивную эволюцию. Дж. Симпсон обратил внимание на то, что, выдвинув принцип дивергенции, Дарвин сумел одновременно объяснить происхождение высших таксонов и эволюционный прогресс (Simpson, 1959). Дарвин четко показал, что прогресс является результатом дивергенции признаков и большинство прогрессивных изменений как бы обладает двойной природой. Эволюционный прогресс – адаптации, посредством которых достигается превосходство над другими видами в захвате местообитания или адаптивной зоны. Именно в таком смысле Дарвин писал в разделе о дивергенции об отборе видов, автоматически ведущем к эволюционному прогрессу. В этом и состоит двойная природа эволюции: отбор видов осуществляется путем отбора индивидов. Такая трактовка принципиально отличается от ранних „пунктуалистских” воззрений Дарвина и воззрений современных пунктуалистов. Таким образом, синэкологическая трактовка естественного отбора в конечном итоге дала ключ к единому пониманию причин таксономической дивергенции и эволюционного прогресса.

Логика Дарвина четко видна уже в письме к Аза Грею. Рассматривая вариегат как зарождающийся вид, Дарвин одновременно высказывался о едином пути возникновения высших таксонов. Это позволило ему сразу же перейти к эволюционному объяснению природы классификации организмов. „Дивергенция объясняет происхождение классификации и сродства между организмами во все времена; ибо органические существа всегда кажутся нам ветвями и веточками, отходящими, подобно ветвям дерева, от одного общего ствола; процветающие и расходящиеся побеги уничтожают менее могучие, мертвые и погибшие сучья, представляют грубое подобие вымерших родов и семейств” (Дарвин, 1939в, с. 243).

Напрашивается вывод. Принцип дивергенции позволил Дарвину превратить новую синэкологическую трактовку естественного отбора в универсальную доктрину, объясняющую одновременно природу адаптации, многообразия и происхождения таксонов любого ранга. Принцип дивергенции, быть может, лучше всего выражает статус зрелой теории Дарвина. Он был выведен на основе концептуальных структур, появившихся во второй половине 50-х гг. Это не исключает того, что, идеи могли зарождаться и в 30–40-е гг., но, так сказать, „вызрели” они позднее.

Принцип дивергенции прежде всего формировался в связи с решением фундаментальных проблем классификации, и в „Автобиографии” Дарвин этот момент всячески отметил. Многолетняя деятель-

ность Дарвина по систематике усонюгих раков (1846–1854 гг.) предоставила хорошую возможность для конкретной проверки эволюционных идей 30–40-х гг. В ходе систематической работы Дарвин усомнился в ряде ранних идей и позднее от них избавился. Эта же деятельность способствовала зарождению и росту новых идей. Трудности историко-научного анализа заключаются в том, что в „Происхождении видов” эволюционные идеи сформулированы в самом общем виде, без указания источников. Поэтому трудно уловить связь между работой Дарвина по систематике усонюгих раков и Дарвином-эволюционистом.

Значимость принципа дивергенции в структуре дарвиновой теории хорошо понимается современными историками науки. Вполне закономерно, что за последнее десятилетие опубликовано много важных исследований, посвященных генезису принципа дивергенции. Интересно, что первоначальный интерес концентрировался вокруг проблемы происхождения теории естественного отбора, а после 1975 г. центр исследования стал смещаться к истории написания „Происхождения видов”. Вполне естественно, что основное внимание было уделено происхождению принципа дивергенции как самого решающего достижения Дарвина после открытия естественного отбора. Углубленная исследовательская работа стала возможной благодаря публикации „Естественного отбора”. Изучение историками опубликованной рукописи Дарвина послужило хорошим стимулом к осмыслению большой коллекции заметок 40–50-х гг. Эти заметки Дарвин распределил по тематическим папкам. Все важнейшие работы по истории принципа дивергенции написаны на основе тщательного изучения „Естественного отбора” и материалов, содержащихся в тематических папках.

Историки создали ряд интересных гипотез. Главный вывод состоит в том, что Дарвин выдвинул несколько версий принципа дивергенции, обсуждая проблемы классификации и эмбриологии, географического распространения видов, относящихся к малым и более крупным родам, многообразия видов и экологических отношений между ними. Прежде чем сформулировать принцип дивергенции в виде теоретического обобщения, Дарвин в ограниченном виде использовал и проверил его в разных разделах естественной истории.

Теперь рассмотрим эти версии более подробно. Еще в 1970 г. К. Лимош обратил внимание на то, что принцип дивергенции был выведен Дарвином из принципа многообразия. Взгляды Дарвина на экономию природы и экологические отношения между видами прямо связаны с формулировкой принципа дивергенции. Лимош не проводил различий между концепцией экономии природы, которую разделял Дарвин в 40-е гг., и его новой концепцией 50-х гг. (Limoge, 1970). Он также подчеркнул важность идеи Мильн-Эдвардса о физиологическом разделении труда между органами в организме по аналогии, с которой Дарвин рассматривал живую природу в целом. Версия Лимоша

получила дальнейшее развитие и конкретизацию в трудах С. Швебера (Scweber, 1980, 1985). Прежде всего Швебер исходит из того, что Дарвин пришел к идее дивергенции (точно так же, как и к идее естественного отбора) на основе взаимодействия внешних и внутренних факторов. Чтобы вскрыть это взаимодействие, необходимо сфокусировать внимание на отношениях между политэкономией и эволюционной теорией. По мнению историка науки, роль внутренних факторов в развитии принципа дивергенции вполне очевидна, так как уже в рукописях 40-х гг. в фрагментарном виде содержался принцип дивергенции. В те годы Дарвин просто не раскрыл его как следует, потому что главной его задачей было изложение двух основных исследовательских программ: доказательства самого факта эволюции и доказательства механизмов эволюции. В 1852 г. Дарвин по сути дела заново переоткрыл принцип дивергенции. Но Швебер не считает, что переоткрытие было простым повторением ранее возникшей идеи. В начале 50-х гг. принцип дивергенции был сформулирован Дарвином значительно глубже и, что самое главное, в качестве более широкого обобщения.

Каково же сплетение внутренних и внешних факторов при открытии принципа дивергенции? В 40-е—начале 50-х гг. вполне очевиден постоянный интерес Дарвина к проблемам видообразования у растений. Исследования по систематике и географическому распространению у усонагих раков также вели к постановке более общей проблемы, т. е. к объяснению растущего многообразия организмов во времени. Швебер исходит из того, что принцип дивергенции возник из многих источников. По его мнению, определенное влияние на Дарвина оказали труды Ю. Либиха. Книгу Либиха, посвященную влиянию химии на физиологию и агрономию, Дарвин читал дважды: в октябре 1844 г. и в октябре 1851 г. (см.: Vorzimmer, 1977). Либих обсуждал проблемы роста многообразия в сельскохозяйственном производстве и его влияние на рост численности людей. Дарвин особо обратил внимание на следующие слова Либиха: „Наука учит нас простейшим приемам получения наибольшего эффекта с наименьшей затратой сил” (цит. по: Scweber, 1980, р. 273). Читая Либиха, Дарвин обратил внимание на оптимизационный подход, который в 40-е гг. широко обсуждался в социальных науках.

Но более прямое влияние на Дарвина оказал Мильн-Эдвардс. Чтение его книги „Общая зоология” в 1852 г., по Швеберу, помогло решить проблему. Благодаря ему Дарвин воспринял доктрину А. Смита о разделении труда и концепцию Мильн-Эдвардса о физиологическом разделении труда в экономии природы. Именно в 1852 г., как и в 1838 г. при открытии естественного отбора, Дарвин сумел объединить понятия и концепции, которые до этого не были связаны воедино. Швебер отмечает интересный факт: в 1851 г. Дарвин посетил большую промышленную выставку. На открытии ее с речью выступил принц Альберт, который сказал, что единство и прогресс человечества состоят в разделении труда. Эти слова Дарвин записал и сохранил

в одной из папок. Этот момент лишний раз подтверждает мысль о значении идей Мильн-Эдвардса. В самом деле, Мильн-Эдвардс в своей книге постоянно обращался к аналогии между физиологическим разделением труда и разделением труда на фабрике или регионе в целом (см.: Мильн-Эдвардс, 1859, с. 44). Таким образом, думается, что влияние Мильн-Эдвардса на Дарвина уже само по себе несло сложное сплетение внешних и внутренних факторов.

Есть основание видеть в Мильн-Эдвардсе „перевозчика” идей политэкономии в естественную историю и через нее в мышление Дарвина. Мильн-Эдвардс превратил принцип А. Смита о разделении труда в биологическое положение о физиологическом разделении труда. Тактически Дарвину более удобно было сослаться на именитого зоолога, чем на политического экономиста. К этому следует добавить, что в 40-е гг. и даже еще раньше Дарвин читал труды многих политэкономов, социологов и философов, поэтому экстернализм без интернализма не может вести к полному объяснению, как и наоборот. С этим тезисом согласен историк науки, уделивший много внимания исследованиям Дарвина по усонагим ракам. Но Швебер не ограничился поиском долга Дарвина Мильн-Эдвардсу. Он показал и различия: „Обсуждение проблем Мильн-Эдвардсом основано на телеологической метафизике, тогда как дарвиновский механизм был саморегулирующим и свободным от телеологии и конечных причин” (Scweber, 1980, р. 212). С этим выводом Швебера вполне можно согласиться. Но здесь возникает вопрос, ответ на который нельзя получить в рамках лишь экстерналистского подхода. Когда Дарвин увидел, что естественный отбор может объяснить дивергенцию? Или применительно к подходу Швебера: когда Дарвин объяснил разделение труда при помощи естественного отбора? Вот когда он достиг этого, тогда и был сформулирован принцип дивергенции, и тогда же концепция экономии природы окончательно избавилась от телеологии и конечных причин.

Некоторые авторы считают, что обсуждение Дарвином проблем классификации сыграло решающую роль в создании принципа дивергенции. Однако историки используют совершенно разные источники. Так, например, Жанет Браун полагает, что Дарвин окончательно сформулировал принцип дивергенции в 1857 г. В это время он завершил работу по изучению биогеографии видов, принадлежащих к малым и значительно крупным ботаническим родам (Browne, 1980). Эти исследования привели к принципиально важным результатам, которые повлияли на уровень теоретизирования Дарвина. Он пришел к заключению, что в более крупных родах существует больше изменчивости и именно такие роды способны еще больше возрасть в объеме, становясь родоначальниками новых родов и более крупных таксонов. Работа Брауна важна еще и потому, что демонстрирует роль статистических методов исследования при решении Дарвином проблемы дивергенции. Отмечая важность „ботанической арифметики”, Карен Паршолл дополняет предыдущего историка: в ходе упомяну-

тых исследований у Дарвина родилась идея о варьете как зарождающемся виде (Parshall, 1982). Эта идея стала ясна Дарвину после того, как он увидел, что в более крупных ботанических родах содержится больше сомнительных видов.

Д. Олдродд полагает, что самым важным для возникновения идеи дивергенции был растущий интерес Дарвина к проблемам эмбриологии (Oldroyd, 1984). Не исключено, что Дарвин обратил внимание на эту тематику, ознакомившись со „Следами творения” Р. Чэмберса, и в особенности с трудами Л. Агасица. Обращаясь к явлениям эмбрионального роста, Дарвин сконцентрировал внимание на том, что в процессе развития происходит эмбриональная дивергенция. Изучение голубей убедило его в том, что после вылупления имеет место градуальная дивергенция формы у различных пород. Между 1846 и 1858 гг. Дарвин написал много неопубликованных заметок о тенденции эмбрионов к дивергенции. От К. Бэра и Мильн-Эдвардса Дарвин заимствовал идею, что у животных, обладающих большими морфологическими различиями во взрослом состоянии, может иметь место глубокое эмбриональное сходство. Согласно Олдродду, Дарвин ввел принцип эмбриональной дивергенции в таксономию. Однако принцип дивергенции окончательно был сформулирован на таксономической основе, когда Дарвин занимался „ботанической арифметикой”.

О влиянии Чэмберса на Дарвина говорить сложно. В 1887 г. в одном из писем он прямо писал, что читал книгу Чэмберса еще до 1846 г. (в этом году ее прочитал А. Уоллес), и эта книга произвела на него слабое впечатление (подробнее см.: Schwartz, 1990). Конечно, эмбриологические исследования К. Бэра и Мильн-Эдвардса по таксономии, основанной на эмбриональных признаках, произвели сильное впечатление на Дарвина в 40-е гг. Эти исследования он осмыслил в контексте своей доктрины общности происхождения. Это не исключает того, что в конце 40-х—начале 50-х гг. упомянутые авторы повлияли на Дарвина и он пришел к идее эмбриональной дивергенции, но Олдродд не раскрыл достаточно убедительно этот аспект. Это было сделано другим историком науки.

Так, обстоятельный анализ генезиса принципа дивергенции дается в книге Д. Осповата (Ospovat, 1981). Исходной посылкой для исторического исследования, по мнению историка, служит то, что после 1844 г. проблема классификации была центральной в творчестве Дарвина: она волновала его в течение 10 лет (1847–1857 гг.). Соответственно и формирование принципа дивергенции продолжалось в течение этого длительного времени. Нельзя точно назвать одну дату, которая была решающей в таком сложном творческом процессе. Осповат полагает, что к идее дивергенции Дарвин пришел прежде всего благодаря переосмысливанию таксономических работ Мильн-Эдвардса, законов К. Бэра и собственных исследований по систематике усоногих раков. Если в „Очерках 1844 г.” сходство ранних эмбриональных стадий Дарвин рассматривал как доказательство

общности происхождения, то в 1847 г. он сконцентрировал внимание на дивергенции взрослых форм, несмотря на их эмбриональное сходство. Ему очень помогла статья Мильн-Эдвардса 1844 г., посвященная классификации животных на основе эмбриональных признаков. Благодаря Мильн-Эдвардсу Дарвин понял, что „дивергенция не может быть случайной, как результат диффузии единичного вида, но, скорее, является универсальной тенденцией среди организмов (Ospovat, 1981, p. 173).

Таким образом, уже в 1847 г. Дарвин видел общее решение проблемы, когда переосмысливал в эволюционном контексте идею ветвящейся природы, наиболее четко сформулированную К. Бэром и Р. Оуэном. Оуэн принял утверждение Бэра, что в развитии происходят градуальные изменения от общего к частному. Все организмы принадлежат к исходным архетипам, но в дальнейшем дивергируют и становятся прогрессивно адаптированными и специализированными к условиям существования. Однако в это время, как считает Осповат, Дарвин еще не видел пути объяснения „древа” жизни при помощи естественного отбора, и поэтому поиск продолжался. Стремясь объяснить ветвящуюся природу, Дарвин был близок к формулировке принципа дивергенции в августе 1855 г. В это время он писал: „Все классификации следуют из того, что чем более формы отличаются друг от друга, тем более вероятно, что они могут быть поддержаны в одном ареале” (цит. по: Ospovat, 1981, p. 183). Дарвину осталось ответить на вопрос о причинах поддержания многообразия. В сентябре 1856 г. он достиг аналогии между процессом дивергенции и процессом разделения труда, когда написал в одной из заметок, что многообразие следует из борьбы. Осповат полагает, что это был решающий момент, так как идея дивергенции была интегрирована с теорией естественного отбора. И уже в марте 1857 г. Дарвин впервые употребил выражение „принцип дивергенции”.

Разногласия среди историков науки побудили Д. Кона вновь обратиться к архиву (Kohn, 1985). Историк создал свою концептуальную структуру, которая позволила ему по-новому осветить историю и методологию проблемы. Согласно Кону, любая научная теория стремится не только объяснить природные явления, но и выступает в качестве унифицирующего принципа. В зависимости от типа теорий удельный вес унификации может сильно варьировать. Теория эволюции является в высшей степени иерархической конструкцией. Принцип дивергенции создавался Дарвином с целью найти единое объяснение для трех уровней исследования: адаптации, видообразования и филогении. Таким образом, принцип дивергенции предлагался Дарвином как принцип унификации, и именно стремление решить эту задачу направляло весь творческий поиск. При таком подходе к истории проблемы дивергенции становится понятным, почему ее решение было растянуто на десятилетие, а также почему решение требовало обобщения огромного массива фактов из самых различных разделов естественной истории. Все сказанное, по мнению Кона, ведет к тому,

что создать адекватную историю принципа дивергенции значительно труднее, чем историю идеи естественного отбора. Более того, при такой разнообразной и многолетней деятельности Дарвина экстерналистский подход не способен удовлетворительно объяснить весь его исследовательский цикл. Кон полагает, что создание принципа дивергенции представляло собой длительный период внутреннего диалога, в ходе которого исследователь принимал и фальсифицировал последовательную цепь доказательств. Архивный материал доказывает справедливость именно такой историко-методологической точки зрения.

Анализ неопубликованных заметок Дарвина привел Кона к выводу, что формирование принципа дивергенции распадается на ряд эпизодов, так как весь массив заметок можно распределить на периоды с высокой и низкой плотностью записей. Однако одна дата доминирует над всеми другими. Из всех точно датируемых заметок 15 процентов были написаны в течение ноября 1954 г. Но это не исключает точки зрения Осповата, что уже в 1847 г. Дарвин видел общее решение проблемы. Кроме того, это не исключает и то, что к идее разделения труда Дарвин пришел после ноября 1854 г. На эту дату следует смотреть как на кульминационный эпизод, который определил всю дальнейшую перспективу. Именно в это время Дарвин начал исчисления по проблеме дивергенции в малых и значительно крупных родах насекомых. Одновременно он приступил к аналогичной работе по „ботанической арифметике”.

Кон привел большой массив заметок Дарвина по дивергенции в малых и более крупных ботанических родах. И все эти заметки были выполнены в ноябре 1854 г. Одновременно Дарвин начал выдвигать гипотезы и проверять их на основе ботанических таблиц, которые были опубликованы в „Естественном отборе”. Эта работа растянулась на несколько лет, потому что он проверял гипотезы, которые сформулировал в ноябре 1854 г. Именно в это время, по Кону, Дарвин использовал особую форму исторического рассуждения, трансформируя биогеографические данные в доказательство, что история жизни была дивергентной. Кон категорически не соглашается с Броун, что ботанические исчисления привели Дарвина к формулировке принципа дивергенции в 1857 г. Дарвин также принял концепцию симпатрического видообразования. По мнению Кона, если бы в 1854 г. Дарвин не принял эту концепцию, то в январе 1855 г. он не смог бы интегрировать теорию естественного отбора с идеей экологического разделения труда. В отличие от Осповата Кон уплотняет время нахождения Дарвином связи между естественным отбором и дивергенцией. Примером служит заметка, датируемая январем 1855 г. „Теория Происхождения подразумевает дивергенцию (разрядка Дарвина). Я думаю также, что чем более разнообразны структуры, тем поддерживается более разнообразие жизни... Это не есть конечная причина, но еще один результат, вытекающий из борьбы. (Я должен думать над этим последним предложением)”

(цит. по: Kohn, 1985, p. 256). Но Кон полагает, что январская заметка „сидела” в голове Дарвина уже в ноябре 1854 г.

Именно многолетние ботанические исчисления велись Дарвином для того, чтобы рассеять сомнение в верности принципа дивергенции. Эти исчисления хорошо демонстрируют то, что сложный унифицирующий принцип рождался как непрерывный внутренний диалог со всеми его творческими муками. Таким образом, хотя формирование принципа дивергенции – длительный процесс, его концептуализация произошла очень быстро благодаря крайне напряженной интеллектуальной деятельности Дарвина.

Среди историков науки и журналистов, пишущих на научные темы, бытуют и иные версии: Дарвин развил принцип дивергенции лишь после знакомства со статьей А. Уоллеса 1855 г. (Brackman, 1980). Действительно, в 1855 г. Уоллес опубликовал свою первую статью по вопросам эволюции, в которой еще не было даже намек на реальность естественного отбора в природе (Wallace, 1855). Правда, при желании в статье можно обнаружить указания на возможное существование таксономической дивергенции, что, впрочем, не отрицал и Дарвин еще в 1844 г. Но ведь Уоллес не предложил единого объясняющего принципа, который охватывал бы разнородные явления. Дж. Брукс полагает, что Дарвин сумел понять значение принципа дивергенции, после того как прочитал статью Уоллеса 1858 г. (Brooks, 1984). Дарвин получил очерк Уоллеса 18 июня 1858 г., но, как было показано, к этому времени он не только обладал принципом дивергенции, но и изложил его в письме к Грею, а также закончил работу над ним для „Естественного отбора”.

В аспекте отношений Дарвин–Уоллес существует более общая проблема. В течение длительного времени Дарвина и Уоллеса трактовали как соавторов теории естественного отбора. При таком подходе сложные отношения между Дарвином и Уоллесом сводились лишь к выяснению приоритета. Тем не менее в историко-научных реконструкциях важны не только параллели, но и различия в логике и подходах двух ученых.

В отличие от зрелой позиции Дарвина Уоллес в 1858 г. допускал, что существуют определенные пределы многообразию видов. Поэтому возникновение нового вида требовало вымирания родительского вида, т. е. зарождающийся вид мог закрепиться в природе лишь при условии его превосходства в эксплуатации ресурсов по сравнению с предковым видом. В объяснении Уоллеса не содержалось идеи о разделении ресурсов, ведущем к созданию новых эволюционных возможностей. В этом отношении экологическая позиция Уоллеса носила статичный характер и была близкой к позиции Дарвина 1844 г.

Дарвин и Уоллес выдвинули различные объяснения дивергенции, поскольку они различались в экологическом понимании образования видов и надвидовых таксонов. Уоллес как бы целиком воспринял старую концепцию баланса и экономии природы, и тем самым его

эволюционная концепция являлась менее зрелой по сравнению с теорией Дарвина середины 50-х гг.

Таким образом, принцип дивергенции как сложное обобщение не только характеризует Дарвина как блестящего философствующего теоретика, но и как опытного и широкого натуралиста. Можно утверждать, что развитие принципа дивергенции венчало работу Дарвина по созданию теории естественного отбора.

4. 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, приобрел богатый опыт систематика сложной полиморфной группы беспозвоночных животных (Cirripedia). У этой группы широко распространен гермафродитизм, и для нее характерен сидячий, или прикрепленный, образ жизни. Систематические исследования заняли у Дарвина львиную долю времени (1846–1854 гг.), как раз в промежутке между исследованиями по происхождению видов. Разумеется, опыт Дарвина как систематика беспозвоночных животных в чем-то дополнял, а в чем-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 Дж. Гукером (см.: Browne, 1978). Мир растений был удивительно похож на мир усоногих раков: малоподвижный образ жизни, разнообразие способов размножения, а также жизненных форм, сосуществующих в границах больших континентальных ареалов.

Можно с уверенностью сказать, что упомянутые факторы порознь и во взаимодействии оказали влияние на Дарвина. Однако вряд ли его взгляды стали „менее определенными” (Э. Майр). Они, скорее, стали более гибкими и разнообразными.

Прежде всего обращает на себя внимание то, что в „Естественном отборе” и в „Происхождении видов” Дарвин анализирует дивергенцию и видообразование в главах, посвященных естественному отбору (Darwin, 1975, p. 213–274; 1859, p. 80–130). Это послужило

основанием для вывода, что в поисках решения проблемы видообразования Дарвин сформулировал принцип дивергенции, при помощи которого он хотел получить ответ на вопрос, как варьирующее потомство одного вида порождает два или больше видов (de Beer, 1963, p. 140; Vorzimmer, 1965, p. 152–153). Однако, как отмечалось, в 50-е гг. в центре внимания Дарвина стояли проблемы классификации, и он ясно об этом писал в „Автобиографии”.

Конечно, вопросы видообразования всегда интересовали Дарвина, но в данном случае их обсуждение было посвящено не решению вопроса об увеличении числа видов, а иным вопросам. Как вариеет со временем превращается в „хороший” вид, или, например, почему широко расселенные материковые виды становятся родоначальниками крупных таксонов? Иначе говоря, видообразование стало 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.

Удалось ли реализовать замысел? Историки эволюционизма единодушно признали, что „Дарвин описал естественный отбор как процесс видообразования” (Vorzimmer, 1965, p. 148). Или: „Очевидно, что для Дарвина видообразование всегда было главным аспектом в действии естественного отбора” (Mayr, 1982, p. 412).

Концентрированное обсуждение фундаментальных проблем эволюции Дарвином в одной главе и в тесной связи усложняет восприятие материала. Однако имеются и преимущества. Хорошо видно, что 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. Восприятие материала затруднено и терминологическими сложностями. В то время еще не вошли в обиход понятия симпатрического и аллопатрического видообразования. Более того, еще не пользовались самим термином „видообразование” (speciation). Дарвин писал об „образовании видов путем естественного отбора” и о „мануфактуре видов” (the manufacturing of species) (Darwin, 1975, p. 261).

Теория видообразования Дарвина 50-х гг. всецело базировалась на гипотезе, что виды, имеющие в своем составе большее количество вариеетов, создадут и больше видов. Следовательно, разновидности (вариееты. — Я. Г.) — только зарождающиеся виды”, а „виды — более резко обозначившиеся и постоянные разновидности” (Дарвин, 1939г, с. 651). Эти положения явились для Дарвина ключевыми в понимании дивергенции и видообразования.

Взгляды Дарвина на вид и видообразование подверглись резкой критике со стороны Э. Майра (Mayr, 1977). Дарвин в „Происхождении

видов" принял морфологический критерий вида и в силу этого, по мнению Майра, „грешил" типологизмом при объяснении видообразования. 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 (Мауг, 1977, 1982).

Столь критическая оценка взглядов Дарвина на видообразование крупнейшим специалистом, Э. Майром, естественно, требует тщательного исторического и текстологического исследования. Это, возможно, еще дело будущего. Тем не менее, не нарушая цели нашей работы, необходимо, хотя бы в общих чертах, коснуться критических замечаний. 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, придерживающиеся более умеренных взглядов на роль географической изоляции в эволюции (Ф. Добржанский). Положения Дарвина, которые Майру кажутся совершенно неприемлемыми, другие исследователи воспринимают в качестве больших теоретических достижений (см., например: Ghiselin, 1969; Ospovat, 1981).

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 вариететы и виды носили эволюционный характер. М. Гизелин тонко подметил, что Дарвин создал оригинальную концепцию „эволюирующего вида" (Ghiselin, 1969). 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 вариетета в самостоятельный вид. В 50-е гг. Дарвин четко 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 вариетете 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 вариететы, и формы, которые рассматриваются как виды, отличаются в одном очень важном отношении, а именно, в полной фертильности вариететов и уменьшенной фертильности потомства двух видов" (Darwin, 1975, p. 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" (ibid.).

Пока еще трудно выявить все источники взглядов Дарвина на вид и видообразование. Очевидно, опыт систематика беспозвоночных животных пришелся Дарвину очень к стати. Он испытывал большие трудности при классификации широко расселенных полиморфных видов морских желудей (*Balanus*). Во многих разделах монографии о сидячих *Cirripedia* Дарвин не провел четких различий между видами и вариететами, отмечая трудности в классификации близкородственных и высокоизменчивых таксонов. Восемь форм *B. amphitrite* он вначале описал как самостоятельные виды, а позднее „я сделал, по-видимому, правильно, обозначив их одним видовым названием" (Darwin, 1854). Аналогичные сомнения появились в уме Дарвина при классификации рода *Chthamalus*. „Я должен высказать предположение, что все широко распространенные формы группируются вместе и принадлежат к одному виду" (Darwin, 1854). Изучая видовой состав больших ботанических родов, Дарвин столкнулся с подобными исследовательскими ситуациями (см.: Browne, 1980). Ясно, что в исследованиях по *Cirripedia* он пользовался, по современной терминологии, концепцией политипического вида.

Связь между взглядами Дарвина на вид и видообразование и исследованиями по систематике может быть частично прослежена и отчасти „домыслена" 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*.

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 изменения на всех стадиях должны быть функционально значимыми. Вывод полностью соответствовал предсказанию теории естественного отбора.

Вопрос об отношении Дарвина к эволюционной роли географической изоляции достаточно сложен (см.: Vorzimmer, 1970; Sulloway, 1979). 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. Вопрос был поставлен в связи с решением проблемы монофилетического происхождения надвидовых таксонов. Однако допущения теории Дарвина 1844 г. служили препятствием для превращения темы в объект специального исследования. И в последующие годы он сохранил интерес к новой теме, находясь в поиске связи между эволюцией видов во времени и пространстве.

В 1854 г. после завершения работ по усоногим ракам Дарвин сразу же приступил к сортировке заметок по происхождению видов. В ноябре этого же года он обдумывал проблему монофилии и искал связь между видообразованием и филетической эволюцией. Дарвин подготовил заметку, которая найдена в архиве и опубликована. Из записей видно, что он был на пути к формулировке принципа дивергенции. Дарвин склонялся к мысли, что во всяком случае 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 „заблачивания” и тем самым изолировал бы зарождающуюся форму от родительской на основе привычки (Darwin, 1975, p. 582).

Тщательный анализ архивной заметки ведет к выводу, что по мере того как сложные полиморфные виды животных и растений все 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, предотвращающим свободное скрещивание в больших популяциях, которое всегда замедляет действие естественного отбора. У континентальных видов помимо географического обособления существуют и другие факторы, ограничивающие свободное скрещивание (см.: Darwin, 1975, p. 260–261, 265, 273–274).

Принцип дивергенции увеличил интерес Дарвина к континентальным видам, которые, скорее всего, являются родоначальниками крупных таксонов. Принцип дивергенции также укреплял его 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 дает 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 каждого варьета предпочитают спариваться друг с другом" (Darwin, 1975, p. 257). Из текста видно, что под „некоторой степенью обособления" Дарвин понимал небольшую пространственную или биотопическую изоляцию.

Идея изоляции без географической обособленности зарождалась в мышлении Дарвина для объяснения возможности видообразования у позвоночных животных, образующих непрерывный континентальный ареал. 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 (Darwin, 1975, p. 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 непрерывного ареала, где физические условия самым нечувствительным образом изменяются от одной точки к другой" (Darwin, 1975, p. 266).

Видообразование в цепи популяций, образующих сплошной ареал, мыслилось Дарвином так: варьет или зарождающийся вид может возникнуть на одном конце цепи популяций, а другой — на другом. Краевые варьеты 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 крайевыми 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 возрастет, что и будет свидетельствовать о завершении процесса видообразования. Краевые формы поделят области распространения и будут ранжироваться как „хорошие” виды. Такой строй мысли вел 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 (Darwin, 1975, р. 242–243). Предполагается, что гипотетичный род включает 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 вариантов (a^1 , d^1 и l^1), каждый из которых предпочитает местообитания разной степени влажности. Дальнейшая дивергенция может привести к тому, что a^{10} станет полуводным растением, а l^{10} может вытеснить близкородственный вид В из ряда сухих местообитаний. Потомки вида А ($a^{10} \dots l^{10}$) 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 подчеркивать, что изоляция всегда необходима для создания новых форм” (Darwin, 1975, р. 254).

Подведем итоги. В 1844 г. Дарвин лишь коснулся возможности видообразования у широко расселенных 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 расселенные материковые виды, образующие много вариантов, 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.

5. 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 последнюю 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 варианты и сомнительные виды (не рассматривая монстров, как например альбиносы) вообще населяют различные ареалы” (Darwin, 1975, p. 255–256). У высокоподвижных животных биотические предпочтения создают пространственную изоляцию и дальнейшая дивергенция осуществляется аллопатрическим путем.

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 (Simpson, 1959). 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 фактом 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 проблему 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 расселенных 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 (Darwin, 1975, p. 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 возрастет. 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, размер популяции и величина ареала, биотические отношения, размах изменчивости и интенсивность действия естественного отбора). В итоге Дарвин по сути дела пришел 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 путем 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” (Darwin, 1975, p. 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 ином свете. Они оказались удачным модельным объектом, подтверждающим синэкологическую концепцию естественного отбора.

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 еще более важен для успеха... Когда в прежние времена переселенец попадал сначала на один из островов 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” (Дарвин, 1939г, с. 599).

Итак, „островная биогеография” 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 воззрениям современных теоретиков островной биогеографии (Майр, Мак-Артур). 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 (Маут, 1982). Мысли Дарвина о том, что представители широко расселенных континентальных видов получают больше шансов на удачное вселение, весьма созвучны идее о возможности удачной инвазии у К-отбранных видов (Mac Arthur, 1980).

6. Проблема симпатрических видов

В 50-е гг. Дарвин четко показал, что видообразование не укладывается в одну схему. Установление различных путей видообразования у наземных позвоночных, беспозвоночных животных и растений было большой заслугой Дарвина. Тем не менее нет надежных доказательств, что он придерживался строго симпатрической модели видообразования. 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

(1959в, с. 224). Именно интенсивная конкуренция между близкородственными видами препятствует образованию симпатрических зон. „Я думаю, что мы нередко ошибаемся, считая возможным проникновение одного вида в область, занятую другим близким видом...” (Дарвин, 1939г, с. 600). Дарвин и на этот раз приводил пример с тремя видами дроздов-пересмешников, которые обитают на различных островах Галапагоса. Обладая синэкологической концепцией естественного отбора, Дарвин слабо использовал материалы по выюнкам Галапагоса, у которых широко распространена симпатрия, потому что считал подобные явления исключительно редкими и временными (Darwin, 1975, p. 257, 261).

На первый взгляд может показаться, что новые трудности в объяснении явлений симпатрии у Дарвина возникли в связи с признанием важности биотических отношений в эволюции. Вывод прямо напрашивается и 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 свои места в течение почти любого времени” (1939г, с. 600). 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. На этом допущении основана дарвиновская интерпретация принципа многообразия: „...наибольшая сумма жизни осуществляется при большом разнообразии строения” (там же, с. 320). Эволюционная дивергенция объясняет то, почему сосуществующие виды в таксономическом отношении далеко стоят друг от друга.

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 перекрывания 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 ведет либо к вымиранию более слабой формы, либо к занятию „аллопатрических” мест в эконии природы. Здесь Дарвин очень близок к экологическому (Завадский, 1968), или парapatрическому, видообразованию.

Взгляды Дарвина на экологию и биогеографию близкородственных видов нельзя объяснить его новой концепцией о роли биотических отношений в эволюции. В 1845 г. у Дарвина еще не было такой концепции, однако он писал Гукеру: „Я особенно обязан Вашему сообщению о том, что на уединенных островах обитает несколько видов одного рода. Это ударило по моей голове подобно взрыву мины” (Darwin, 1903а, p. 51). Почему у Дарвина возникла такая

сильная реакция? Почему он сопротивлялся принятию идеи симпатрического видообразования?

Сопротивление Дарвина концепции симпатрического видообразования было вызвано тем, что симпатрическое скопление близкородственных видов использовалось для доказательства креационистских взглядов. Об этом свидетельствует письмо Дарвина Гукеру, датированное 1844 г. Письмо недавно было опубликовано. „Я особенно интересуюсь Вашими заметками об островной флоре. Роды, имеющие несколько хороших видов на малом острове, являются для меня новостью, и весьма примечательной, вражеской (*hostile to descent*) (разрядка моя. — Я. Г.) по отношению к происхождению. Буду Вам обязан за сообщение, являются ли такие роды особенностью островов?” (цит. по: Browne, 1978).

Таким образом, на протяжении многих лет Дарвин испытывал постоянную трудность в объяснении явлений симпатрии. Чтобы „убрать” креационистский аргумент, он считал симпатрию довольно редким и временным явлением. Такой взгляд остался инвариантным в разные периоды деятельности. Совершенно ясно, что строго симпатрическая модель видообразования в мышлении Дарвина ассоциировалась с креационистским взглядом на происхождение видов.

Почему же критики Дарвина и историки биологии настойчиво утверждают, что в 50-е гг. Дарвин признал широкое распространение явлений симпатрического видообразования (Wagner, 1882; Vorzimmer, 1970; Mayr, 1977)? Дело в том, что 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 начисто выпал. При такой постановке вопроса не было надобности обсуждать вопрос о роли пространственной изоляции в эволюции. Кроме того, надо вспомнить, что после 1956 г. проблема смещения признаков в симпатрических и аллопатрических зонах стала объектом интенсивных исследований. Многие стали отождествлять адаптивную радиацию со смещением признаков (см.: Майр, 1974).

Итак, признав важность биотических отношений в эволюции, Дарвин 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 и парапатрического 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 четко наметил плодотворные исследовательские пути. Вместе с тем он оставил своим последователям большие возможности для творчества.

7. Неортодоксальный градуализм

Идея эволюционного стазиса была воспринята Дарвином еще в 30-е гг. Ее формулировка вполне четко прослеживается в заметках, сделанных Дарвином на полях книги Лайеля „Принципы геологии”. Дарвин выявлял причины эволюционной стабильности простейших форм. Идея длительной эволюционной стабильности видов и, следовательно, неравномерности темпов эволюции вошла в качестве важнейшего компонента в его теорию 40-х гг. Но создается впечатление, что в 50-е гг. Дарвин как бы специально разрушил все компоненты более ранней теории, которые не укладываются в схему градуальной эволюции. Впрочем, сам он много раз отмечал, что эволюция совершается именно таким путем. Вполне естественно, что перед биологами и историками науки встал вопрос: почему Дарвин так последовательно защищал градуализм (Gruber, 1974; Stanley, 1979; Gould, 1982; Мауг, 1982). Общий ответ вполне ясен.

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” (Darwin, 1859, p. 459). Поскольку теория Дарвина прежде всего была направлена против креационизма, то в центре его внимания была проблема, как сложное возникает из простого. Сложное не может возникнуть 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 и 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 прежде всего связаны с эволюцией его взглядов на изменчивость и на роль биотических отношений в происхождении видов. Дарвин опирался на наименее спорные доводы: существование множества вымерших видов и разновидностей усонгих раков,

которые при сопоставлении с рецетными формами создают 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 привел его к выводу о существовании многообразия внутривидовых форм. Именно этот „горизонтальный” подход и был применен для конструирования „вертикальных” филетических связей, что позволило Дарвину сделать неожиданный по тем временам вывод о неполноте палеонтологической летописи. А. Л. Тахтаджян справедливо отметил, что и в этой части своей теории Дарвин успешно применил гипотетико-дедуктивный метод (1980, с. 228).

И все же Дарвин не был „чистым” градуалистом (см.: Rhodes, 1987). В отличие от классической модели филетического градуализма Ламарка Дарвин стоял на позициях неравномерности темпов эволюции (см.: Орлов, 1975). Однако С. Гулд и Н. Олдридж всячески отрицают то, что Дарвин признавал идею быстрой эволюции. Главную причину такого отрицания они видят в принятии Дарвином формулировки „Природа не делает скачков” (Gould, Eldredge, 1977). Эта фраза впервые появилась в „Естественном отборе” в главе 8, когда Дарвин обсуждал трудности в переходах между органами. Ему важно было убедить будущих читателей в том, что новые органы чаще всего возникают путем переходной модификации ранее возникших. При этом он вовсе не исключал, что процесс может происходить посредством сальтации. Однако сальтационный способ возникновения новых органов крайне редок. И тут же он привел слова Мильн-Эдвардса: природа богата на многообразие, но скупа на нововведения (Darwin, 1975, p. 354). Эти положения вошли в „Происхождение видов”. Скорости возникновения вариететов и видов также могут быть достаточно высокими. И в этом вопросе он не отрицал роль сальтаций, но был достаточно 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” (ibid., p. 216). Однако в „Происхождении видов” изложена более подробная аргументация против эволюционного значения сальтаций: в природе они возникают крайне редко, чаще всего бывают стерильными и крайне трудно выявить условия, при которых они будут обладать селективным преимуществом (Darwin, 1859, p. 194). Главное возражение Дарвина сводилось к тому, что коадаптацию органов и видов никак нельзя объяснить сальтациями. Вместе с тем он не отрицал того, что в условиях доместики сальтации возникают чаще и могут стать родоначальниками новых пород животных и сортов растений (ibid.).

Идея неравномерности темпов эволюции четко выражена и в схеме дивергенции. При этом Дарвин писал, что таксоны в течение длительных периодов могут демонстрировать морфологическую стабильность (ibid., p. 116). Системы органов также очень долго могут не подвергаться эволюционным изменениям. „Если орган, как бы ненормален он не был, передан в одном и том же состоянии многим модифицированным потомкам, как это было с крыльями летучей мыши, он должен был, согласно нашей теории, просуществовать в течение громадных периодов времени в том же состоянии” (ibid., p. 154).

В главе „О геологической последовательности органических существ” широко использован материал по беспозвоночным и позвоночным животным, который доказывает неравномерность темпов эволюции и эволюционный стазис. „Виды, относящиеся к различным родам и классам, изменялись неодинаково быстро и не в одинаковой степени” (ibid., p. 313). Дарвин привел примеры так называемых „живых ископаемых”, иллюстрирующих морфологический застой. „Силурийская *Lingula* лишь немногим отличается от ныне живущих видов этого рода, а между тем большая часть других силурийских моллюсков и все ракообразные изменились в значительной степени” (ibid.).

Итак, неортодоксальный градуализм Дарвина 50-х гг. проявлялся в развитии идеи неравномерности темпов эволюции, эволюционного стазиса и в признании ограниченной роли скачков в эволюции. Однако историки науки и биологии настойчиво утверждают, что в последующих изданиях „Происхождения видов” Дарвин упорно усиливал градуалистический компонент в своей теории (Vorzimmer, 1970; Provine, 1971; Gould, Eldredge, 1983). Скорее всего это было связано с реакцией Дарвина на скакотноизм и особенно на телеологический катастрофизм (например, С. Майварт). Разумеется, встает вопрос: совершенствовал ли Дарвин лишь градуалистический компонент и тем самым как бы превратился в „чистого” градуалиста? Имелись ли другие исследовательские линии, отражающие иной взгляд Дарвина на форму эволюционных изменений?

После публикации „Происхождения видов” теория Дарвина подверглась массовой критике с скакотноистских позиций, в которой приняли участие и его друзья (Т. Хаксли, А. Грей). Сразу же после прочтения книги Дарвина 23 ноября 1859 г. Хаксли послал письмо Дарвину, в котором прямо сказано: „Вы сами себе создали совершенно необязательную трудность, так неосторожно одобрив положение <<*Natura non Saltum*>>” (Huxley, 1900, p. 189). Однако Хаксли не отвергал целиком теорию естественного отбора. По его мнению, отбор скачков лучше объясняет разрывы между таксонами в палеонтологической летописи, между вымершими и современными видами. Хаксли сразу же принял идею общности происхождения и в то же время высказывал сомнение в реальности дивергенции таксонов. Но больше всего его волновал вопрос о невозможности естественным

отбором индивидуальных различий объяснить разрывы между видами в палеонтологической летописи. Этот вопрос активно обсуждался в переписке Хаксли с Лайелем. Хаксли прямо писал, что эволюция видов осуществляется путем скачков (*Natura fecit saltum*) (Huxley, 1900, p. 194).

В марте 1860 г. Аза Грей прочитал лекцию в Бостонском научном клубе под названием „Природа не против скачков”. Автор высказал скептическое отношение к идее естественного отбора индивидуальных различий (см.: Vorzimmer, 1970). С аналогичной критикой выступил 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. К этому Агасиц добавил: „Если вариации малы, то они редко передаются по наследству, не могут кумулироваться и не могут оказывать воздействие непрерывного характера на тип” (цит. по: Vorzimmer, 1970, p. 137).

В конце ноября 1860 г. Дарвин начал готовить 3-е издание „Происхождения видов”. Будучи знаком с критикой, он счел необходимым более определенно высказаться о монстрах. Он добавил несколько предложений во вторую главу. В них еще более усилена мысль о том, что именно индивидуальные различия составляют основу действия естественного отбора. Дарвин также повторил доводы о невозможности возникновения коадаптации органов и видов на основе скачков (Darwin, 1861, p. 46).

Действительно, с ростом числа критиков теории естественного отбора Дарвин от издания к изданию все более усиливал доказательства в пользу эволюционной роли индивидуальных различий и градуализма в целом. Так, например, в 1867 г. появилась знаменитая статья Ф. Дженкина, в которой с точки зрения физика была предпринята критика теории естественного отбора (Jenkin, 1867). Вопрос о влиянии Дженкина на Дарвина вызвал широкую дискуссию, отголоски которой можно услышать и сейчас. Бытует мнение, что критика физика заставила Дарвина коренным образом переработать 5-е издание в направлении отказа от теории естественного отбора и сделать больший акцент на ламаркизме. На самом же деле критика Дженкина позволила Дарвину еще глубже уяснить его собственный аргумент о важности индивидуальных различий в эволюции. Других изменений Дарвин не произвел хотя бы потому, что ко времени знакомства со статьей Дженкина он практически закончил подготовку 5-го издания. 22 января 1869 г. Дарвин писал Уоллсу: „Я прервал мою постоянную работу над подготовкой нового (пятого) издания «Происхождения», которая стоила мне большого труда и которая, я надеюсь, значительно улучшена в двух или трех важных пунктах. Я всегда полагал, что индивидуальные различия значительно важнее единичных вариаций, но сейчас я пришел к заключению, что они являются первостепенно важными... Аргументы Флеминга Дженкина убедили меня в этом” (Darwin, 1887b, p. 288). 2 февраля Дарвин послал

очередное письмо Уоллесу, в котором вновь затронул вопрос об эволюционном значении изменчивости. „Ф. Дженкин выступил против единичных вариаций, даже сохраненных в нескольких поколениях, и всячески старается убедить меня в этом. Я всегда думал, что индивидуальные различия более важны; но я был слепым и думал, что единичные вариации могут быть сохранены более часто, чем я сейчас полагаю... Когда я рассматривал единичные вариации, то держал в уме человека, производящего отбор и, таким образом, был введен в заблуждение” (Darwin, 1887b, p. 288–289).

Ни одно из возражений научного сообщества не вызвало такой бурной реакции у Дарвина, как публикации С. Майварта. Дело не в концепции самого Майварта, а скорее в том, что он сумел обобщить все предшествующие возражения и был мастером в доказательствах 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”, в которой четко изложил свою концепцию, представляющую синтез сальтационизма и теологии (Mivart, 1871). Виды эволюируют путем сальтаций, которые строго направлены. Эта направленность создается некоторыми „внутренними и врожденными 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 издания. И, как всегда, защищаясь от критики, он усиливал градуализм. Не только текст „Происхождения видов”, но и переписка Дарвина свидетельствуют о том, что главным „виновником” в появлении новой главы был Майварт. Публикации Майварта интенсивно обсуждались Дарвином в переписке с Уоллесом, Гукером, Греем, Хаксли. Так, 16 сентября 1871 г. Дарвин писал Гукеру: „Я готовлю новую редакцию «Происхождения» и хочу написать новую главу о градации и об использовании первоначально бесполезных структур. Это произведет большое впечатление на многих персон. Один из них (Майварт), может быть, ответит мне, хотя бы в слабо удовлетворительной манере” (Darwin, 1903a, p. 332–333).

Итак, прежде всего в борьбе с сальтационизмом теологического толка Дарвин в 60-е гг. совершенствовал градуализм. Это вовсе не означает, что он отказался от более ранних неортодоксальных взглядов на темпы и формы эволюции. При подготовке новых изданий „Происхождения видов” Дарвин не убирал тексты из 1-го издания, которые носили еретический характер по сравнению с его мощным градуализмом. Напротив, эти темы были усилены и изложены еще

более ясно. Но вначале следует упомянуть об одной статье, получившей большую прессу.

С. Гулд и Е. Олдридж в полемической статье „Градуализм Дарвина” настойчиво утверждают, что он практически всегда был сторонником классического градуализма. Авторы признают, что Дарвин развивал идею о неравномерности темпов эволюции, однако это еще не свидетельствует о его идейном разрыве или отходе от канонов классического градуализма. Сальтационное видообразование и признание длительного морфологического стазиса, по мнению Гулда и Олдриджа, составляют демаркационную линию, разделяющую концепцию прерывистого равновесия и концепцию филетического градуализма. „После краткого флирта с сальтациями в 1837 г. Дарвин никогда не колебался в поддержке градуализма...” (Gould, Eldredge, 1983, p. 144).

На самом же деле, как уже отмечалось, все обстоит куда сложнее. В 40-е гг. Дарвин развил модель прерывистого равновесия как бы в чистом виде и в то же время не противопоставил ее теории естественного отбора. Начиная с 1-го издания „Происхождения видов”, логика Дарвина была направлена на то, чтобы с позиций теории естественного отбора объяснить морфологический стазис. Даже в 6-м издании он писал, что если организмы достигли определенного уровня организации, „совсем нет необходимости с точки зрения теории естественного отбора, чтобы они продолжали развиваться дальше” (Дарвин, 1939г, с. 556). В этом же издании, продолжая тему „живых ископаемых”, он добавил к примеру с силурийской *Lingula*: „*Foraminifera*, по уверению Карпентера, не прогрессировали в своей организации даже со времени лаврентьевской эпохи, потому что некоторые организмы должны были остаться приспособленными к простым условиям жизни...” (там же, с. 555).

В 6-м издании в главе, посвященной возражениям теории, где Дарвин, казалось бы, наиболее упорно защищал градуализм, он не исключал возможности эволюции видов и сложных органов на основе резких дискретных изменений, создающих морфологическую и функциональную прерывистость. Любопытно, что к этому выводу Дарвин пришел, анализируя палеонтологическую летопись. „Тем не менее можно допустить, что некоторые виды могли развиваться иным, более резким способом” (1939г, с. 457). Однако такой путь эволюции, разумеется, Дарвин не рассматривал в качестве ведущего.

Быть может, наиболее важное дополнение Дарвин внес 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 Э. Зюсса 1863 г., в которой излагались взгляды на темпы эволюции, близкие по содержанию к концепции прерывистого равновесия. 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 дальнейшему изменению, но вымирают, не оставляя после себя измененных потомков; и периоды, в течение которых виды подвергаются изменениям, 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. Наиболее часто и наиболее значительно изменяются виды господствующие и широко расселенные” (Дарвин, 1939г, с. 647). Таким образом, градуализм Дарвина принципиально отличался от классической модели, так как включал в себя идею прерывистого равновесия. Поэтому логично назвать его концепцию неортодоксальным градуализмом.

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

Неортодоксальный градуализм Дарвина получил дальнейшее развитие в рамках синтетической теории эволюции. Дж. Симпсон первым из палеонтологов использовал статистические методы для интерпретаций ископаемой летописи, акцентируя внимание на темпах эволюции. Он показал, что квантовая (взрывная) эволюция может совершаться в 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 (Симпсон, 1948).

Гулд и Олдридж, как сторонники концепции прерывистого равновесия, подчеркивают, что для многих групп организмов ископаемая летопись настолько хорошо изучена, что большие разрывы между таксонами нельзя объяснить лишь еще не обнаруженными переходными популяциями и видами, которые в будущем заполнят пробелы. Однако модель квантовой эволюции Симпсона и была выдвинута с целью объяснения существующих разрывов между крупными таксонами. Модель прерывистого равновесия можно рассматривать как развитие идей Симпсона.

После 1844 г. эволюционная теория Дарвина подверглась длительному и глубокому развитию, прежде чем приобрела форму, известную нам по „Происхождению видов”. Однако принципиально новое видение всех основных проблем эволюции родилось у Дарвина не как самоцель. 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 его современниками. Теоретическая активность Дарвина прежде всего охватывала такие исследовательские области, как географическое распространение видов, эмбриологию, морфологию, палеонтологию и классификацию. В итоге одним ученым был создан гигантский эволюционный синтез, который непревзойден и по сей день.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ ДАРВИНА КАК ИСТОРИКО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА

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 эволюцией взглядов ученого. В этой эволюции были периоды зстоя и периоды быстрых изменений (1837–1839; 1842–1844, 1856–1859 гг.). Поэтому целесообразно выделить три крупных этапа в творчестве Дарвина.

Первый период [(1836)1837–1839 гг.] можно назвать зарождением теории. Он исключительно интересен в двух отношениях. Во-первых, в это время Дарвин перешел от креационизма к эволюционизму. Во-вторых, он развил несколько моделей эволюции. Хотя в творческом процессе, как всегда, многое остается тайной, современный анализ становления Дарвина как эволюциониста позволил избавиться от многих методологических и историко-научных предубеждений, которые долгие годы 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. В первом варианте эволюционизм Дарвина оформился в виде скационистской доктрины. Как и его современники, он воспринял идею совершенной адаптации, которая начиная с марта 1837 г. вошла в качестве важнейшего компонента его теоретических построений на многие годы. Именно в этом аспекте 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”. 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 Дарвина явно была градуалистической. Уже в это время он начал поиск аргументов против универсальной роли сальтаций в эволюции. Этот поиск осуществлялся в направлении выявления сходства и различий между эволюцией в дикой природе и в условиях domestikации. При этом он полностью не исключал эволюционную роль резких вариаций.

Возникновение идеи естественного отбора в сентябре 1838 г. не привело к элиминации телеологических 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 ученый с широким интересом использует понятия, факты, идеи и метафоры из многих областей. При этом весь этот арсенал в течение годов и десятилетий может находиться в пассивном состоянии, пока не наступит период создания новой теории (Maug, 1982). В студенческие годы Дарвина идея экспоненциального роста популяций была чрезвычайно популярна в Великобритании (см.: Галл, 1984). И, конечно, он был хорошо знаком с популяционно-демографическими проблемами. Но лишь в сентябре 1838 г. он быстро использовал эту идею 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. Еще требуется тщательный анализ фактов, гипотез и методологических принципов, которые привели Дарвина к идее естественного отбора.

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 изменчивости; большая роль абиотических факторов в эволюции по сравнению с биотическими; адаптации организмов носят совершенный характер; многообразие видов в природе строго лимитировано числом мест в эконoмии природы. 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 пунктуализма. И по другим позициям Дарвин не был ортодоксальным градуалистом. Он признавал возможность сальтационного видообразования и при этом не противопоставлял теорию естественного отбора представлениям о возможной роли сальтаций в эволюции. Дарвин рассуждал о благоприятных условиях для выживания и размножения „спортов”; сальтации могут закрепиться под воздействием естественного отбора в малых

изолированных популяциях, обитающих на вулканических островах с обедненным видовым составом.

Ф. Родес называет неразрешимым парадоксом то, что идея эволюционного стазиса, высказанная Дарвином в 1837–1838 гг., исчезла из его теоретических построений вплоть до 4-го издания „Происхождения видов” (Rhodes, 1987, p. 157). На самом же деле идея эволюционного стазиса заняла центральное место в теории 40-х гг. Никто из предшественников современной теории прерывистого равновесия не был так близок к ней, как Дарвин в эти годы. Более того, концепция прерывистого равновесия в логическом отношении есть просто дальнейшее развитие идей Дарвина.

Самым трудным для исторического анализа остается вопрос об адаптации. Хотя в теории Дарвина присутствовала идея борьбы за существование, но на межвидовом уровне ее понимание не отличалось от интерпретаций, принятых в господствующих концепциях естественной теологии и экономики природы. Межвидовая борьба как бы не участвует в создании новых видов. Ее 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 телеологического языка в научной теории (например, совершенная адаптация) еще не доказывает, что Дарвин целиком был привержен телеологии. Напротив, он включился в критику традиционных телеологических идей вместе с современниками (Р. Оуэн, Ч. Белл, Ч. Лайель). Быть может, дарвиновскую идею совершенной адаптации лучше назвать концепцией лимитной адаптации, так как он все же стремился дать естественнонаучное 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.

Как это ни парадоксально, но теоретическая связка в виде совершенная адаптация–вариация свидетельствует о преимущественности 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 (см.: Osrovat, 1981, p. 83). Таким образом, исходные „лимитные” постулаты Дарвина целиком определили облик теории 40-х гг. и сохранили в ней откровенно телеологические компоненты.

Теория Дарвина 50-х гг. (1856–1859 гг.) приобрела ряд кардинальных новшеств. На основе сравнительно-эмбриологических исследований по усоногим ракам (1846–1854 гг.) и обобщения большого

литературного материала Дарвин принципиальным образом изменил взгляды на изменчивость: в природе существует большой запас изменчивости. Основным материалом для действия естественного отбора служит массовая изменчивость, выраженная в индивидуальных различиях. Он пришел 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 создает 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 лимитной модели эволюции позволило создать теоретический и эмпирический базис для развития принципа дивергенции. В итоге Дарвин прямо приложил теорию естественного отбора к объяснению происхождения надвидовых таксонов, а это означало, что селекционизм стал научной основой не только для объяснения происхождения адаптаций, но и для понимания причин филогенеза и эволюционного прогресса. Именно формирование принципа дивергенции представляет собой кульминационную точку в постепенном отторжении Дарвином большинства естественно-теологических допущений, которые он разделял вместе с современниками.

Принцип дивергенции позволил преобразовать „пунктуализм” Дарвина в более широкий взгляд на эволюционный процесс, который включал элементы градуализма, эволюционного стазиса и быстрого видообразования. Благодаря этому принцип дивергенции составил теоретическую основу эволюционной систематики. Развитие идеи о дивергентном характере эволюции сделали более разнообразными взгляды Дарвина на видообразование. Он все настойчивее высказывал мысль о множестве путей видообразования у разных групп животных и растений. Идея о нескольких путях видообразования родилась у Дарвина еще 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 могут 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 ученого, чем в результате его реакции на критическую деятельность научного сообщества. Последняя скорее всего ведет к поиску защитных аргументов и некоторому смещению акцентов на основе интеллектуальных ресурсов, которые уже содержатся в теории.

Безусловно, и формирование научной теории всегда представляет собой социальный процесс. Но что требуется для того, чтобы плодотворно исследовать этот процесс? Надо помнить, что история науки есть прежде всего история идей. В этой связи постоянно будет возникать необходимость в изучении творчества ученых, которые продуцируют действительно новые идеи. Только в результате таких исследований возникают надежные ориентиры, по которым может осуществляться поиск социокультурных условий, влияющих на творческий процесс. В данной работе была предпринята попытка показать, что теория Дарвина возникла не в результате прямого и постоянного взаимодействия ученого и природы, а как итог взаимодействия ученого и концепций, которые функционировали в рамках науки и культуры. Это взаимодействие прослеживается на всех этапах творчества Дарвина и касается решения таких фундаментальных проблем, как адаптация, естественный отбор и дивергенция.

ЛИТЕРАТУРА

- Гайсинович А. Е. Зарождение и развитие генетики. М., 1988.
- (Галл Я. М.) Gall I. M. On the nature of Darwinian method // General questions of evolution: Proc. intern. colloq. Praha, 1983. P. 49–52.
- Галл Я. М. Популяционная экология и эволюционная теория: историко-методологические проблемы // Экология и эволюционная теория. Л., 1984. С. 109–152.
- Галл Я. М. Истоки эволюционной экологии: конкуренция, естественный отбор и видообразование // Природа. 1985. № 11. С. 67–75.
- Дарвин Ч. Дневник изысканий // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1935. Т. 1. С. 305–337.
- Дарвин Ч. Очерк 1842 г. // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1939а. Т. 3. С. 81–111.
- Дарвин Ч. Очерк 1844 г. // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1939б. Т. 3. С. 116–230.
- Дарвин Ч. Извлечение из письма проф. Аза Грею // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1939 в. Т. 3. С. 241–243.
- Дарвин Ч. Происхождение видов // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1939г. Т. 3. С. 253–680.
- Дарвин Ч. Записная книжка о трансмутации видов // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1959а. Т. 9. С. 90–127.
- Дарвин Ч. Дневник 1838–1881 годов // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1959б. Т. 9. С. 129–150.
- Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера: Автобиография // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1959в. Т. 9. С. 166–242.
- Дарвин Ч. Две анкеты // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1959г. Т. 9. С. 243–246.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968. 414 с.
- Канаев И. И. Жорж Кювье: 1769–1832. Л., 1976.
- Лайель Ч. Основные начала геологии. М., 1866. Т. 2.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978. 351 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968. 597 с.
- Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.
- Микулинский С. Р. Контраверза: интернализм–экстернализм — мнимая проблема. М., 1977. 35 с.
- Мильн-Эдвардс А. Введение в зоологию. М., 1859.
- Орлов С. А. Неравномерность темпов эволюции (очерк истории вопроса) // История и теория эволюционного учения. Л., 1975. Вып. 3. С. 62–77.
- Рубайлова Н. Г. Формирование и развитие теории естественного отбора. М., 1981. 196 с.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. М., 1948.
- Соболь С. Л. Эволюционная концепция Чарльза Дарвина на первых этапах ее формирования // Анналы биологии. М., 1959. Т. 1. С. 13–34.
- Тарасов Н. И. „Усоногие раки“ Дарвина // Дарвин Ч. Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1936. Т. 2. С. 39–43.

(Тахтаджян А. Л.) *Takhtajan A. L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta)* // Bot. Rev. 1980. Vol. 46, N 3. P. 226–359.

Чайковский Ю. В. Истоки открытия Ч. Дарвина: опыт методологического анализа // Природа. 1982. № 6. С. 87–93.

Чайковский Ю. В. Рождение дарвинизма // Теоретические проблемы современной биологии. Пушино, 1983. С. 94–103.

Яблоков А. В. Зарождение теории естественного отбора в Записных книжках Ч. Дарвина // Ч. Дарвин. Происхождение видов. Л., 1991. С. 448–456.

Barlow N. Darwin and Galapagos islands // Nature. 1935. Vol. 136, N 3446. P. 391.

Beer De G. The Wilkins lecture: The origins of Darwin's ideas on evolution and natural selection // Proc. Roy. Soc. London. B. 1962. Vol. 155, N 960. P. 321–338.

Beer de G. Charles Darwin, evolution by natural selection. London, 1963.

Bowler P. Darwin's concept of variation // J. Hist. Med. a. Allied Sci. 1974. Vol. 29, N 2. P. 196–212.

Brackmann A. A delicate arrangement: The strange case of Ch. Darwin and A. Wallace. New York, 1980.

Brooks J. Alfred Russel Wallace's theory of evolution. New York, 1984.

Browne J. The Charles Darwin – Joseph Hooker correspondence: An analysis of manuscript resources and their use in biography // J. Soc. Bibl. Nat. Hist. 1978. Vol. 8, pt 4. P. 351–366.

Browne J. Darwin's botanical arithmetic and the "principle of divergence", 1854–1858 // J. Hist. Biol. 1980. Vol. 13, N 1. P. 53–90.

Cannon S. Science in culture: the early Victorian period. New York, 1978.

Churchill F. Darwin and the historian // Biol. J. Linn. Soc. 1982. Vol. 17, N 1. P. 45–68.

Coleman W. Lyell and the "Realty" of species: 1830–1833 // ISIS. 1962. Vol. 53, pt 3, N 173. P. 315–331.

Coleman W. Georges Cuvier zoologist: A study in the history of evolution theory. Cambridge; Mass., 1964.

Darwin Ch. (ed.), The zoology of the voyage of H. M. S. Beagl. Pt III; Birds. London, 1841.

Darwin Ch. A monograph of the subclass Cirripedia, 'with figures of all the species. The Balanidae (or Sessile Cirripedes). London, 1854.

Darwin Ch. On the origin of species. London, 1859; 3rd ed. 1861.

Darwin Ch. The life and letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter. London, 1887a. Vol. 1.

Darwin Ch. The life and letters of Charles Darwin. London, 1887b. Vol. 2.

Darwin Ch. The life and letters of Charles Darwin. London, 1887c. Vol. 3.

Darwin Ch. More letters of Charles Darwin. London, 1903a. Vol. 1.

Darwin Ch. More letters of Charles Darwin. London, 1903b. Vol. 2.

Darwin Ch. Essay of 1844 // Darwin Ch., Wallace A. *Evolution by natural selection.* Cambridge, 1958. P. 91–258.

Darwin Ch. Notebooks on transmutation of species: First notebook (July 1837–February 1838) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1960a. Vol. 2, N 2. P. 41–73.

Darwin Ch. Notebooks on transmutation of species: Second notebook (February to July, 1838) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1960b. Vol. 2, N 3. P. 76–117.

Darwin Ch. Notebooks on transmutation of species: Third notebook. (July 1838–October 1838) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1960c. Vol. 2, N 4. P. 128–150.

Darwin Ch. Notebooks on transmutation of species: Fourth notebook (October 1838–July 1839) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1960d. Vol. 2, N 5. P. 160–183.

Darwin Ch. Ornithological notes // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1963. Vol. 2, N 7. P. 203–278.

Darwin Ch. On the origin of species. A facsimile of the first ed. Cambridge; Mass., 1964.

Darwin Ch. Notebooks on transmutation of species: Pages excised by Darwin // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. ser.). 1967. Vol. 3, N 5. P. 113–176.

Darwin Ch. Natural selection: Written from 1856 to 1858 / Ed. R. Stauffer. Cambridge, 1975.

- Darwin Ch.* The Red notebook // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Hist. Ser.)*, 1980. Vol. 7. P. 31–164.
- Darwin Ch.* The correspondence. Cambridge, 1987. Vol. 3.
- Darwin Ch., Wallace A.* Evolution by natural selection. Cambridge, 1958.
- Darwin F.* Introduction to the sketch 1842 and the essay of 1844 // *Darwin Ch., Wallace A.* Evolution by natural selection. Cambridge, 1958. P. 23–40.
- Derham W.* Physio-theology: or a demonstration of the Being and attributes of God from his works of Creation. London, 1713.
- Diamond J.* Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition // *Amer. Sci.* 1978. Vol. 66, N 3. P. 322–331.
- Dobzhansky Th., Ayala F., Stebbins L., Valentine J.* Evolution. San Francisco, 1977.
- Fisher R.* The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930.
- Gale B.* Darwin and the concept of a struggle for existence: a study in extrascientific origin of scientific ideas // *ISIS*. 1972. Vol. 6, N 218. P. 321–344.
- Ghiselin M.* The triumph of the Darwinian method. Berkeley; Los Angeles, 1969.
- Ghiselin M.* The individual in the Darwinian revolution // *New Lit. Hist.* 1971. Vol. 3, N 1. P. 113–134.
- Ghiselin M.* The intellectual path to natural selection // *New Sci.* 1982. Vol. 94, N 1301. P. 156–159.
- Ghiselin M., Jaffe L.* Phylogenetic classification in Darwin's monograph on the subclass Cirripedia // *Syst. Zool.* 1973. Vol. 22, N 1. P. 132–140.
- Gould J.* Remarks on group of ground finches from Mr. Darwin's collection, with characters of the new species // *Proc. Zool. Soc. London*. 1837a. Pt 5. P. 4–7.
- Gould J.* Observations of the raptorial birds in Mr. Darwin's collection, with characters of the new species // *Proc. Zool. Soc. London*. 1837b. Pt 5. P. 9–11, 28.
- Gould J.* On a new Rhea (*Rhea darwini*) from Mr. Darwin's // *Proc. Zool. Soc. London*. 1837c. Pt 5. P. 35.
- Gould S.* Punctuated equilibrium – a different way of seeing // *New Sci.* 1982. Vol. 94, N 1301. P. 137–141.
- Gould S., Eldredge N.* Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // *Paleobiology*. 1977. Vol. 3. P. 11–151.
- Gould S., Eldredge N.* Darwin's gradualism // *Syst. Zool.* 1983. Vol. 32, N 4. P. 444–445.
- Greene J.* Reflections on the progress of Darwin studies // *J. Hist. Biol.* 1975. Vol. 8, N 2. P. 243–273.
- Gruber H.* Darwin on man: A psychological study of scientific creativity. New York, 1974.
- Halley E.* An estimate of the degrees of the mortality of mankind // *Philos. Trans. Roy. Soc. London*. 1693. Vol. XVII. P. 596–610.
- Herbert S.* The place of man in the development of Darwin's theory of transmutation. Pt 1. To July 1837 // *J. Hist. Biol.* 1974. Vol. 7, N 2. P. 217–258.
- Herbert S.* The place of man in the development of Darwin's theory of transmutation. Pt 2 // *J. Hist. Biol.* 1977. Vol. 10, N 2. P. 155–227.
- Herbert S.* Introduction to Red notebook of Ch. Darwin // *Darwin Ch.* The Red notebook. London, 1980. P. 5–29.
- Hodge M.* Darwin and the laws of the animate part of the terrestrial system (1835–1837); on the Lyellian origins of the zoonomical explanatory programme // *Stud. Hist. Biol.* 1983. Vol. 7. P. 1–106.
- Huxley T.* Obituary; 1888 // *Huxley T.* Darwiniana: Collected essays. London, 1893. Vol. 2. P. 274–275.
- Huxley T.* Life and letters of Thomas Henry Huxley. New York, 1900.
- Jenkin F.* (1867). The origin of species // *Darwin and his critics*. Cambridge; Mass., 1974. P. 302–350.
- Kohn D.* Theories to work by: rejected theories, reproduction and Darwin's path to natural selection // *Stud. Hist. Biol.* 1980. Vol. 4. P. 67–170.
- Kohn D.* On the origin of the principle of diversity // *Science*. 1981. Vol. 213, N 4512. P. 1105–1108.
- Kohn D.* Darwin's principle of divergence as internal dialogue // *The Darwinian heritage*. Princeton, 1985. P. 245–258.

- Kottler M. Charles Darwin's biological species concept and theory of geographic speciation: the transmutation notebooks // *Ann. Sci.* 1978. Vol. 35, N 3. P. 275-297.
- Lack D. Darwin's finches. Cambridge, 1947.
- Lenoir T. Essay review: the Darwin industry // *J. Hist. Biol.* 1987. Vol. 2, N 1. P. 115-130.
- Limoge C. La selection naturelle. Paris, 1970.
- Lyell Ch. Address to the Geological Society // *Proc. Geol. Soc. London.* 1838. Vol. 2. P. 479-523.
- Mac Arthur R. Geographical ecology. New York, 1980.
- Malthus T. The works / Ed. E. Wrigley, D. Souden. London, 1986. Vol. 1-8.
- Manier E. The young Darwin and his cultural circle. Boston, 1978.
- Mayr E. Introduction // Darwin Ch. On the origin of species: A facsimile of the first edition. Cambridge; Mass., 1964. P. VII-XXVII.
- Mayr E. Cladistic analysis or cladistic classification? // *Zool. system. Evolution-sforschung.* 1974. Bd 12, H.2. S. 94-128.
- Mayr E. Darwin and natural selection // *Amer. Sci.* 1977. Vol. 65, N 3. P. 321-327.
- Mayr E. Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies // *Science.* 1981. Vol. 214. P. 510-516.
- Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. Cambridge; Mass., 1982. 974 p.
- Mivart St. On the genesis of species. London, 1871.
- Oibly R. Origins of mendelism. London, 1966.
- Oldroyd D. How did Darwin arrive at his theory? The secondary literature to 1982 // *Hist. Sci.* 1984. Vol. 22, pt 4, N 58. P. 325-374.
- Oldroyd D. Charles Darwin's theory of evolution: a review of our present understanding // *Biol. a. Philos.* 1986. Vol. 1, N 2. P. 133-168.
- Ospovat D. Lyell's theory of climate // *J. Hist. Biol.* 1977. Vol. 10, N 2. P. 317-339.
- Ospovat D. The development of Darwin's theory. Cambridge, 1981. 301 p.
- Paley W. Natural theology. London, 1802. 595 p.
- Parshall K. Varieties as incipient species: Darwin's numerical analysis // *J. Hist. Biol.* 1982. Vol. 15, N 2. P. 191-214.
- Porter R. Malthus and Darwin // *Hist. Sci.* 1987. Vol. 25, pt 2, N 68. P. 215-216.
- Provine W. The origins of theoretical population genetics. Chicago, 1971. 201 p.
- Quetelet A. Sur l'home et le de'veloppement de ses facultes; on, essai de'une physiqui social. Paris, 1835. 485 p.
- Rhodes F. Darwinian gradualism and its limits: The development of Darwin's views of the rate and pattern of evolutionary change // *J. Hist. Biol.* 1987. Vol. 20, N 2-3. P. 139-157.
- Richardson R. Biogeography and the genesis of Darwin's ideas on transmutation // *J. Hist. Biol.* 1981. Vol. 14, N 3. P. 345-368.
- Rudwick M. The foundation of the geological society of London: its scheme for co-operative research and its struggle for independence // *Brit. J. Hist. Sci.* 1963. Vol. 1, pt 4, N 4. P. 325-356.
- Ruse M. Charles Darwin and artifical selection // *J. Hist. Ideas.* 1975. Vol. 36, N 2. P. 339-350.
- Schwartz J. Darwin, Wallace and Huxley, and vestiges of the natural history of creation // *J. Hist. Biol.* 1990. Vol. 23, N 1. P. 127-156.
- Schweber S. The origin of the origin revisited // *J. Hist. Biol.* 1977. Vol. 10, N 2. P. 229-316.
- Schweber S. Darwin and the political economist: divergence of character // *J. Hist. Biol.* 1980. Vol. 13, N 2. P. 195-290.
- Schweber S. The wide British context in Darwin's theorizing // *The Darwinian heritage.* Princeton, 1985. P. 35-70.
- Simpson G. Anatomy and morphology: classification and evolution: 1859 and 1959 // *Proc. Amer. Philos. Soc.* 1959, Vol. 1-3, N 2. P. 286-306.
- Simpson G. Principles of animal taxonomy. New York, 1961.
- Sloan Ph. Darwin's invertebrate programm, 1826-1836: preconditions for transformist // *The Darwinian heritage.* Princeton, 1985. P. 71-120.

- Stanley E.* Macroevolution: pattern and process. San Francisco, 1979.
- Stauffer R.* Ecology in the long manuscript version of Darwin's origin of species and Linnaeus oeconomy of nature // *Proc. Amer. Philos. Soc.* 1960. Vol. 104, N 2. P. 235–241.
- Sulloway F.* Geographic isolation in Darwin's thinking: the vicissitudes of a crucial idea // *Stud. Hist. Biol.* 1979. Vol. 3. P. 23–65.
- Sulloway F.* The Beagle collections of Darwin's finches (Geospizinae) // *Bull. Brit. Muss. Nat. Hist.* 1982. Vol. 43, N 2. P. 49–94.
- Sulloway F.* Darwin and the Galapagos // *Biol. J. Linn. Soc.* 1984. Vol. 21, N 1. P. 29–59.
- Vorzimmer P.* Darwin's ecology and its influence upon his theory // *ISIS.* 1965. Vol. 56. P. 148–156.
- Vorzimmer P.* Charles Darwin: the years of controversy. Philadelphia, 1970.
- Vorzimmer P.* The Darwin reading notebooks // *J. Hist. Biol.* 1977. Vol. 10, N 1. P. 107–155.
- Wagner M.* Darwinistische streitfragen // *Kosmos.* 1882. N 6. S. 175–189.
- Wallace A.* On the law which has regulated the introduction of new species // *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2.* 1855. Vol. 16. P. 184–196.
- Wilson L.* Ch. Lyell: the years to 1841: the revolution in geology. New Haven, 1972.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Агасиц Л. (Agassiz L.) 4, 46, 102, 121

Айала Ф. (Ayala F.) 133

Альберт принц 100

Аристотель 38

Барлоу Н. (Barlow N.) 10, 132

Белл Ч. (Bell Ch.) 128

Бир де Г. (Beer de G.) 7, 18, 43, 52, 107, 132

Бовле П. (Bowler P.) 46, 61, 132

Боркин Л. Я. 5

Браун Ж. (Browne J.) 101, 104, 106, 109, 117, 132

Брокка Дж. (Brocchi J.) 17

Брукс Дж. (Brooks J.) 105, 132

Брэкманн А. (Brackmann A.) 89, 105, 132

Брэстер Д. (Brester D.) 37

Бэкон Ф. (Bacon F.) 38

Бэр К. 3, 102, 103

Бюффон Ж. (Buffon J.) 85

Вагнер М. (Wagner M.) 117, 135

Валентайн Дж. (Valentine J.) 133

Вильсон Л. (Wilson L.) 12, 135

Воронцов Н. Н. 108

Ворциммер П. (Vorzimmer P.) 18, 22, 24, 100, 107, 109, 117,
120, 121, 135

Врагли Е. 35

Гайсинович А. Е. 22, 131

Галл Я. М. 12, 40, 127, 131

Гейл Б. (Gale B.) 38, 133

Георгиевский А. Б. 5

Гершель Дж. 37, 38

Гизелин М. (Chiselin M.) 14, 38, 66, 75, 80, 88, 108, 133

Глотов Н. В. 5
Грей Э. (Gray A.) 72, 94, 98, 105, 120, 121, 122
Грин Дж. (Greene J.) 4, 133
Грубер Г. (Gruber H.) 14, 34, 37, 48, 118, 133
Гукер Дж. (Hooker J.) 43, 52, 55–56, 67, 71, 72, 79, 80, 90, 94,
106, 116, 117, 122
Гулд Дж. (Gould J.) 13, 15, 41, 42, 68, 133
Гулд С. (Gould S.) 118–120, 123, 124, 133

Даймонд Дж. (Diamond J.) 12, 133
Дарвин Ф. (Darwin F.) 7, 43, 44
Декандоль А. (De Candolle A.) 77, 112
Декандоль О. (De Candolle O.) 94
Джафф Л. (Jaffe L.) 80, 133
Дженкин Ф. (Jenkin F.) 121, 122, 133
Дирхэм У. (Derham W.) 37, 133
Добжанский Ф. (Dobzhansky Th.) 41, 108, 133

Жоффруа Сент-Илер И. 77

Завадский К. М. 59, 108, 116, 131
Захариус О. 10
Зюсс Э. 123

Кайданов Л. З. 5
Канаев И. И. 20, 131
Карпентер 123
Карышева Л. П. 5
Колеман В. (Coleman W.) 9, 20, 46, 132
Кон Д. (Kohn D.) 8, 14, 16–18, 20, 22, 23, 28, 33, 52, 92, 103–
105, 133
Конт О. 37
Коттлер М. (Kottler M.) 58, 134
Кэннон С. (Cannon S.) 35, 132
Кэтле А. (Quetelet A.) 37
Кювье Ж. 9, 20, 33, 46

Лайель Ч. (Lyell Ch.) 7–18, 20, 28–33, 43, 48, 53, 64, 71, 80,
82, 118, 121, 128, 131, 134
Ламарк Ж. 14, 16, 18, 23, 27–28, 32, 119
Лебедев Д. В. 5
Левонтин Р. (Lewontin R.) 73, 131
Леноир Т. (Lenoir T.) 4, 134
Либих Ю. 100
Лимош К. (Limoge C.) 22, 38, 52, 63, 64, 99, 134
Линней К. 8, 11, 48, 64, 85
Лэк Д. (Lack D.) 12, 134

Майварт С. (Mivart St.) 120, 122, 134
 Майр Э. (Mayr E.) 36, 38–40, 52, 56, 64, 73, 75, 81, 88, 93,
 106–108, 112, 115, 117–118, 127, 131, 134
 Мак-Артур (Mac Arthur) 67, 115, 134
 Мальтус Т. (Malthus T.) 7, 21, 35–37, 39–40, 48, 85, 134
 Маниер Е. (Manier E.) 134
 Микулинский С. Р. 131
 Миль Стюарт Дж. 38
 Мильн-Эдвардс А. (Г.) 4, 87, 95–96, 100–103, 119, 131

 Олби Р. (Olby R.) 22, 134
 Олдридж Н. (Eldredge N.) 119–120, 123–124
 Олдроуд Д. (Oldroyd D.) 4, 102, 134
 Орлов С. А. 119, 131
 Осповат Д. (Ospovat D.) 18, 22, 28–29, 31, 35, 50, 53, 64, 66,
 102–104, 108, 128, 134
 Оуэн Р. (Owen R.) 4, 12, 15, 41, 42, 46, 103, 128

 Паршолл К. (Parshall K.) 101–102, 134
 Пастер Л. 126
 Пейли У. (Paley W.) 8–10, 53, 134
 Портер Р. (Porter R.) 35, 134
 Провайн У. (Provine W.) 120, 134

 Ричардсон Р. (Richardson R.) 41, 134
 Родес Ф. (Rhodes F.) 119, 128, 134
 Рубайлова Н. Г. 52, 131
 Рудвик М. (Rudwick M.) 38, 134
 Рьюз М. (Ruse M.) 18, 37, 134

 Себрайт Дж. 37
 Симпсон Дж. (Simpson G.) 93, 98, 113, 124, 131, 134
 Слоун Ф. (Sloan Ph.) 19, 134
 Смит А. 38, 100, 101
 Соболев С. Л. 14, 131
 Стауффер Р. (Stauffer R.) 48, 72, 135
 Стеббинс Л. (Stebbins L.) 133
 Строгонова Л. Г. 5
 Стэварт Д. 38
 Стэнли Е. (Stanley E.) 52, 118, 135
 Суллоуэй Ф. (Sulloway F.) 10, 11, 33, 75, 109, 135

 Тарасов Н. И. 80, 131
 Тахтаджян А. Л. 5, 64, 93, 119, 132
 Тодес Д. (Todes D.) 5

 Уайт М. 108
 Уилкинс Дж. 37

Уоллес А. (Wallace A.) 43, 56, 71, 73, 102, 105, 121, 122, 135
Уэвелл У. (Whewell W.) 37, 38

Фишер Р. (Fisher R.) 133
Фолкнер Г. 123
Форбз Э. 43
Франклин Б. 85

Хаксли Т. (Huxley T.) 7, 120–122, 133
Халли Е. (Halley E.) 133
Ханслоу Дж. 43
Херберт С. (Herbert S.) 10, 14, 15, 37, 133
Ходж М. (Hodge M.) 11, 133
Хэттон Дж. 27

Чайковский Ю. В. 14, 132
Черчилл Ф. (Churchill F.) 4, 132
Чэмберс Р. 102

Шварц Дж. (Schwartz J.) 102, 134
Швебер С. (Schweber S.) 18, 37, 38, 88, 100, 101, 134

Яррелла У. 24, 25
Яблоков А. В. 35, 132

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Введение	3
Глава I. Зарождение теории	6
1. От креационизма к эволюционизму	7
2. Дарвин-сальтационист. Красная записная книжка	14
3. Градуальная модель эволюции без естественного отбора	18
4. Возникновение идеи естественного отбора	35
Глава II. Трехлимитная теория эволюции с элементами пунктуализма и сальтационизма	43
1. Вариация и эволюция	44
2. Экономия природы, совершенная адаптация и естественный отбор	48
3. Географическая изоляция и видообразование	54
4. Сальтационное видообразование и естественный отбор	60
5. Природа и происхождение надвидовых таксонов	63
Глава III. История создания „Происхождения видов”	71
1. Эволюция взглядов на изменчивость	73
2. Популяционная концепция борьбы за существование и относительная адаптированность видов: синэкологический селекционизм	80
3. Принцип дивергенции	89
4. Принцип дивергенции и видообразование на континентах: концепция частичной изоляции	106
5. Географическая изоляция и биотические отношения: быстрое видообразование на островах	113
6. Проблема симпатрических видов	115
7. Неортодоксальный градуализм	118
Заключение. Развитие теории Дарвина как историко-методологическая проблема	126
Литература	131
Именной указатель	136

Научное издание

Яков Михайлович Галл
СТАНОВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ
ЧАРЛЗА ДАРВИНА

*Утверждено к печати
Институтом истории естествознания и техники
Российской академии наук*

Редактор издательства *Б. А. Чекулаева*
Художник *В. М. Иванов*
Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *Н. И. Журавлева* и *Л. Б. Наместникова*

ИБ № 45008

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающем автомате. Подписано к печати 30.07.93. Формат 60 x 90 1/16. Печать офсетная. Усл. печ. л. 9.00. Усл. кр.-отт. 9.25. Уч.-изд. л. 10.26. Тираж 1000. Тип. зак. № 2351. С 535.

Санкт-Петербургская фирма ВО „Наука”
199034, С.-Петербург, Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербургская типография № 1 ВО „Наука”
199034, С.-Петербург, 9 линия, 12

**КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА „НАУКА” МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО
ЗАКАЗАТЬ В МАГАЗИНАХ КОНТОРЫ „АКАДЕМКНИГА”,
В МЕСТНЫХ МАГАЗИНАХ КНИГОТОРГОВ ИЛИ
ПОТРЕБИТЕЛЬСКОЙ КООПЕРАЦИИ.**

Для получения книг почтой заказы просим направлять по адресу:

- 117393 Москва, ул. Академика Пилюгина, 14, корп. 2, магазин „Книга – почтой” Центральной конторы „Академкнига”;
252107 Киев, Татарская ул., 6, магазин „Книга – почтой”;
197345 С.-Петербург, Петрозаводская ул., 7, магазин „Книга – почтой” Северо-Западной конторы „Академкнига”
или в ближайший магазин „Академкнига”, имеющий отдел „Книга – почтой”;
480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 („Книга – почтой”);
370091 Баку, Коммунистическая ул., 51 („Книга – почтой”);
232600 Вильнюс, ул. Университето, 4;
690088 Владивосток, Океанский пр., 140 („Книга – почтой”);
320093 Днепропетровск, пр. Гагарина, 24 („Книга – почтой”);
734001 Душанбе, пр. Ленина, 95 („Книга – почтой”);
375002 Ереван, ул. Туманяна, 31;
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 („Книга – почтой”);
420043 Казань, ул. Достоевского, 53 („Книга – почтой”);
252030 Киев, ул. Ленина, 42;
252142 Киев, пр. Вернадского, 79;
252025 Киев, ул. Осипенко, 17;
277012 Кишинев, пр. Ленина, 148 („Книга – почтой”);
343900 Краматорск, Донецкой обл., ул. Марата, 1 („Книга – почтой”);
660049 Красноярск, пр. Мира, 84;
443002 Самара, пр. Ленина, 2 („Книга – почтой”);
191104 С.-Петербург, Литейный пр., 57;
199034 С.-Петербург, Таможенный пер., 2;
194064 С.-Петербург, Тихорецкий пр., 4;
220012 Минск, Ленинский пр. 72 („Книга – почтой”);
103009 Москва, ул. Горького, 19а;

117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
630076 Новосибирск, Красный пр., 51;
630090 Новосибирск, Морской пр., 22 („Книга – почтой”);
142284 Протвино, Московской обл., ул. Победы, 8;
142292 Пущино, Московской обл., МР „В”, 1 („Книга – почтой”);
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 („Книга -- почтой”);
700000 Ташкент, ул. Ю. Фучика, 1;
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;
700070 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;
700185 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 („Книга – почтой”);
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 („Книга – почтой”);
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49;
720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 („Книга – почтой”);
310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 („Книга – почтой”).

180

32259

ЗИН
I/18375

Я. М. Галл
СТАНОВЛЕНИЕ
ЭВОЛЮЦИОННОЙ
ТЕОРИИ ЧАРЛЗА
ДАРВИНА



Более 130 лет отделяют нас от выхода в свет книги Ч. Дарвина „Происхождение видов”, и до сих пор историки науки пытаются понять, как зарождалась теория естественного отбора. Имеющиеся факты сделали Дарвина творцом или творец подобрал факты?

Чтобы ответить на эти вопросы, нужно отделить реальность от домыслов и легенд. В этом и состоит одна из важнейших задач истории науки.



«НАУКА»

