



УДК: 573.22

СИСТЕМНАЯ КОНЦЕПЦИЯ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ И ПРОБЛЕМА ВИДА

В.Г. Маликов и Ф.Н. Голенищев

*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 С.-Петербург, Россия;
e-mail: microtus@zin.ru*

Предлагаемая концепция формообразования наиболее близка эпигенетической. Системность биологического объекта понимается как комплексная согласованность его функционирования, реагирования и развития, а организм рассматривается как динамически устойчивая и целостно функционирующая система отношений между геномом и феномом, основанных на принципе взаимообусловленности. Любая биологическая трансформация и эмерджентная самоорганизация считается связанной с поддержанием устойчивого системного состояния объекта. Адаптивная составляющая системной устойчивости биологического объекта определяется приспособленностью к среде, а конструктивная – устойчивостью его структуры. Единственное принципиальное различие между онтогенезом и формообразованием заключается в том, что объектом первого является организм, а второго – типологически элементарная самовоспроизводящаяся совокупность организмов, исторически сложившаяся в пределах определённого пространства. Вид рассматривается как типологически неделимый исторически уникальный вариант устойчивых фено-геномных взаимоотношений, канализирующих разнообразие собственных системно разрешённых трансформаций. «Эпигенетическая» составляющая межвидовой дивергенции определяется перестройкой фено-геномных отношений, не зависящей от изменений состава генома. Будучи хорошо дифференцированными на морфо-экологическом уровне, «продукты» эпигенетического видообразования лишены постзиготической репродуктивной изоляции. Репродуктивная изоляция между ними осуществляется на прекопуляционном уровне за счёт взаимного распознавания и распределения по разным экологическим нишам. Генетическая составляющая межвидовой дивергенции проявляется в несовместимости неконспецифических геномов, которая обычно выражается в стерильности межвидовых гибридов. Превалирование генетической составляющей межвидовой дивергенции обусловлено аллопатрией в сходных условиях среды. При этом, дивергенция по составу генома происходит при неизменном характере феногеномных отношений, что определяет морфо-экологическое сходство криптических видов. Межвидовая дивергенция чаще всего обусловлена обеими вышеуказанными составляющими, представленными в разных соотношениях в каждом конкретном случае. Благодаря своей универсальности, системный подход к проблеме вида распространяется и на организмы, лишённые рекомбинации.

Ключевые слова: вид, геном, системность, формообразование, фенотип, эпигенетика

THE SYSTEMIC CONCEPT OF FORMATION AND THE PROBLEM OF SPECIES

V.G. Malikov and F.N. Golenishchev

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia; e-mail: microtus@zin.ru

This concept of formation is quite similar to epigenetic one. The biological integrity is considered as an all-round concordance between constituents of structure, functioning, reacting and development, while an organism is seen as a dynamic-steady system of integrative relations between genome and phenome based on mutual influence. Any transformation or emergent self-organization within a living system is connected with the maintenance of its steady state. The adaptive constituent of the system's steady state concerns to its fitness, and the structural constituent – to its steady-state structure. The only difference between

ontogenesis and formation is that the object of the first one is an organism, while the object of the second one is a reproducing totality of organisms, which is elementary in the frame of typology and historically conditioned within a definite space. A species is considered as typologically indivisible and historically unrepeatable variant of steady relations between genome and phenome, which canalize the diversity of their own systemically permitted transformations. The «epigenetic» constituent of divergence between species is determined by difference in relations between phenome and genome, not by change of the latter's compound. The «products» of epigenetic speciation distinctly differ in morphology and ecology, having a lack of post-zygotic reproductive isolation. The reproductive isolation between them is caused by ecological and ethological barriers. The genetic constituent of divergence between species is incompatibility between non-conspecific genomes, which more often is revealed in a form of hybrids sterility. The prevailing of the genetic constituent of interspecific divergence is caused by allopatrie in uniform environmental conditions. In such case, the genomic divergence is accompanied by invariable relations between genome and phenome, that determines morphological and ecological uniformity of cryptic species. The divergence between panmictic species more often includes both of the constituents in different ratio. Due to its universality, the systemic approach to the problem of species is also appropriate to apomictic organisms.

Key words: epigenetics, formation, genome, integrity, phenome, species

ВВЕДЕНИЕ

Реальность биологического вида воспринималась как нечто очевидное еще с античных времён. Аристотель и впоследствии К. Линней рассматривали вид как базовый дискретный типологически неделимый элемент разнообразия жизни, объективная реальность которого не вызвала сомнений. Между тем принципиальная возможность формулировки универсальной концепции вида и объективная реальность его таксономических границ в настоящее время нередко отрицаются. Цель настоящей статьи – обоснование представлений о пространственно-временной дискретности вида как устойчивого состояния живой материи и целостности видообразования как системного процесса. В свою очередь для этой цели потребовалось сформулировать неметафизическое и одновременно немеханистическое понимание природы биологического формообразования.

ГРАДУАЛЬНОСТЬ И ДИСКРЕТНОСТЬ В РАМКАХ ДАРВИНИЗМА

Представлениям о виде как об условном понятии положил начало эволюционный градуализм Ж. Ламарка и Ч. Дарвина. Впоследствии этим представлениям продолжали способствовать развитие популяционной генетики, а также открытие структуры ДНК, генетического кода и матричного синтеза. В результате к середине XX

столетия сложилось очень привлекательное своей простотой механистическое понимание отношений между геномом и фенотипом, в соответствии с которым было принято считать, что все свойства организма напрямую закодированы в молекулах нуклеиновых кислот по принципу «один ген – один фермент». В рамках подобного мировоззрения постепенным изменениям генома за счёт точечных мутаций соответствуют только постепенные изменения фенотипа. Таким образом, сам по себе сдвиг частот аллелей стали считать элементарным эволюционным событием, генетическую популяцию – элементарным объектом эволюции, а репродуктивную изоляцию – единственно объективным критерием вида, соответственно не применимым к формам, лишённым рекомбинации (Майр, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Воронцов, 1999 и др.). Между тем, по данным палеонтологии, темпы формообразования в пределах таких относительно хорошо изученных филогенетических линий как, например, медведи, слоны и носороги, оказались парадоксально высокими. При этом крайне низкая интенсивность размножения вышеупомянутых жизненных форм, по сравнению с «мухами и мышами», явно свидетельствовала о возможности значительных эволюционных преобразований за период смены относительно небольшого числа поколений. Сам парадокс был признан и интерпретирован с позиций синтетической теории эволюции (СТЭ) как возможный результат так называемой «квантовой эволюции», «генетической революции» или «квантового

видообразования» (Симпсон, 1948; Грант, 1991; Колчинский, 2006; Мауг, 1954). Обобщённая схема формообразования подобного типа вкратце сводится к следующему:

1. Ввиду исторической случайности образуется изолированная популяции очень ограниченной величины, в которой резко снижается разнообразие аллелей и увеличивается гомозиготность.

2. Значительное изменение обычной для вида «генетической среды» (Мауг, 1954) понижает стабильность популяции в видовой «адаптивной зоне» за счёт того, что на новом генетическом фоне прежде адаптивные аллели перестают быть таковыми и, наоборот (Симпсон, 1948).

3. Подобная популяция чаще всего погибает, но очень редко, естественный отбор, необычайно сильно благоприятствуя аллелям, ставшим адаптивными в изменённой генетической среде, очень быстро переводит такой изолят в новое состояние, которое соответствует иной «адаптивной зоне» и может отличаться от предкового на видовом, родовом и даже на более высоком таксономическом уровне (Симпсон, 1948).

Нетрудно заметить, что данная эволюционная модель претендует на объяснение причин не только «исторически мгновенной» эволюции, но и пространственно-временного дефицита переходных форм. Вообще интерпретация скачкообразной эволюции в рамках неodarвинизма, представления о которой появились ещё до Дарвина, чрезвычайно плодотворна и поучительна сразу в нескольких аспектах. Прежде всего знаменателен сам факт признания основателями неodarвинизма принципиальной возможности исторически мгновенной наследственно закреплённой, комплексной перестройки жизненной формы в ответ на возникший дисбаланс в её взаимоотношениях со средой. Это признание со всей очевидностью содержало определённую «интригу», поскольку столь быстрая многокомпонентная и экологически адекватная трансформация может осуществляться *только согласованно*, причём одновременно и на организменном, и на популяционном уровне. Между тем объяснение природы того, что может возникнуть *только сразу целиком, а не по частям*, всегда было одним из «камней преткновения» для понятийного аппарата дарвинизма. Так, до середины минувшего столетия даже наиболее широко мыслящие дарвинисты не предлагали ничего конкретного, кроме общих фраз о естественном отбо-

ре, для объяснения комплексных трансформаций, которые, как оказалось, иногда происходят всего за несколько десятков поколений. Смоделированное создателями СТЭ «экстренное» формообразование производит полное впечатление комплексной трансформации, все составляющие которой взаимосвязаны наподобие разных проявлений одной и той же нормы реакции. В соответствии с предложенной ими схемой одним из необходимых условий «эволюционного скачка» является, как указано выше, предельно малое число родоначальников будущей формы под воздействием общей среды обитания. Подобное обстоятельство должно в принципе способствовать компактной однонаправленной формообразующей реакции всего дема, если плата за отбор не окажется смертельной. Вместе с тем вероятность смертельного исхода для изолированной крошечной популяции с предельно обеднённым генофондом, по логичному признанию самих авторов, приближается к 100%. Наглядным примером аналогичной ситуации могут служить самые малочисленные, неплодовитые и узкоареальные «краснокнижные» виды.

В арсенале дарвинизма, включая СТЭ, существуют два основных аргумента против указания оппонентов на практически нулевую вероятность тех или иных эволюционных событий, если бы за их «сотворение» отвечал *только* естественный отбор. Эти аргументы – *длительность* и *многократность*. Применительно к «исторически мгновенному» формообразованию фактор временной длительности как довод в пользу «вероятности невероятного» не годится по определению. Остаётся «многократность попыток». Данный аргумент мог бы быть достаточно убедительным применительно к быстро размножающимся и столь же быстро погибающим тараканам, если бы представители этой очень консервативной линии эволюционировали со скоростью медведей. Однако трудно представить, как «дарвиновскому» отбору «удалось» при минимальной скорости смены поколений, всего за нескольких сотен тысяч лет превратить слонов рода *Archidiskodon* в мамонтов даже посредством периодического дробления всего предкового генофонда на множество генетически обеднённых изолированных демов.

Вот тут-то и вступает в действие самое существенное положение гипотезы «квантового формообразования», сформулированной с позиций неodarвинизма – возможность *значительных*

экологически адекватных трансформаций за период существования *всего нескольких* поколений. Логика авторов отчасти убедительна. Резкое и, согласно представлениям неodarвинистов, практически невозполнимое обеднение «генетической среды» в результате прохождения через «бутылочное горлышко» нарушает то общее сбалансированное видовое состояние, которое характерно для генетически полиморфной популяции нормальной величины (Мауг, 1954). В результате этого внезапного дисбаланса «генетической среды» благоприятствование прежде неадаптивным аллелям со стороны отбора может стать, во-первых, очень сильным, а во-вторых, иметь значительные системные последствия, которые обычно не наблюдаются при действии отбора на сбалансированные генотипы. Вместе с тем, авторы новой для дарвинизма эволюционной модели совершенно по-старому ответили на следующий фундаментальный вопрос: почему пусть даже и значительные, но, по сути, нецеленаправленные системные последствия естественного отбора аллелей, ставших адаптивными в крайне обедненной «генетической среде», могут в кратчайшие сроки привести к становлению новой экологически адекватной формы жизни? Их ответ традиционен для дарвинизма: благодаря достаточно большому числу случаев образования ничтожно малых изолированных демов. Иными словами, количество попыток решает всё.

Принцип, которым не поступились авторы неodarвинистской модели «неградуальной» эволюции» это положение о монополии отбора на «формообразующее творчество». Оно исключало возможность *непосредственной и изначально интегрированной* формообразующей реакции объекта эволюции на резкое изменение внешней или внутренней среды, что было обусловлено общепринятым научным мировоззрением того времени. Последнее не позволяло в полной мере сформулировать неметафизический подход к познанию природы автогенетических трансформаций, которые (по крайней мере внешне) подобны творческому акту.

УСТОЙЧИВОСТЬ

Наряду с тенденцией к частичному отрицанию объективной пространственно-временной дискретности и полному отрицанию универсального

критерия вида, вторая половина прошлого века была ознаменована разнообразием его частных концепций (Воронцов, 1999; Крюков, 2003), содержательность и операциональность которых могут характеризоваться *только* обратной зависимостью (Павлинов, 2007). Вплоть до настоящего времени наиболее оптимальное сочетание содержательности и операциональности было признано за биологической концепцией вида (БКВ). Её основоположник Э. Майр (1974) отстаивал объективную реальность панмиктических видов, ссылаясь на динамическую устойчивость их распределения по разным экологическим нишам и обособленного существования видовых генофондов за счёт разных вариантов репродуктивной изоляции. В самом деле нельзя не признать, что живое, рассматриваемое в любых его аспектах, не только динамично, но и устойчиво, так как, в противном случае, феномен жизни был бы в принципе невозможен.

Вообще *устойчивость* это одно из тех ключевых понятий, без которых постижение природы биологического формообразования неизбежно подменяется построением его механистических сценариев. *Устойчивость состояний или процессов определяется способностью к системному, т. е. целостному противостоянию дестабилизирующим их факторам.*

В качестве элементарного примера проявления устойчивости можно рассматривать шарик на поверхности со сложным рельефом, самопроизвольно закатывающийся в лунку (Левченко, 2004; Шишкин, 1988). Устойчивый процесс самопроизвольного движения шарика характеризуется двумя *взаимобусловленными* особенностями: 1) следованием по пути наименьшего сопротивления и 2) направленностью на достижение наиболее устойчивого состояния. Кроме того, движение шарика по поверхности со сложным рельефом может проиллюстрировать два положения, которые, применительно к живому, станут основополагающими для дальнейшего развития обсуждаемой темы:

1. Диапазон разрешённых (=устойчивых) путей самоосуществления процесса (наиболее вероятных траекторий движения шарика по поверхности со сложным рельефом) «канализован» определяющими его условиями (свойствами и стартовым положением шарика, свойствами поверхности и т.п.).

2. Подобие возможных путей реализации независимых друг от друга процессов, а также их финалов положительно коррелирует со сходством их стартовых состояний и условий, при которых эти процессы осуществляются.

Нельзя не отметить, что эти два важнейших положения всегда так или иначе фигурируют или подразумеваются, когда речь идёт о гомоплазии, параллелизме и конвергенции (Левченко, 2004; Lancaster, 1870; Martin and Tesakov, 1998; Hall, 2003; Golenishchev and Malikov, 2006 и др.).

СИНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ЦЕЛОСТНОСТЬ

Сообразное рельефу поверхности движение шарика *как целого*, а не как некоей суммарной совокупности движений его частей воспринимается сознанием как очевидная данность, не требующая специального осмысления. Между тем, благодаря сложности и динамичности организации живой материи, целостность биологического формообразования, а также ее природа осознаются значительно труднее. Яркой тому иллюстрацией служит название намного опередившей своё время работы И.И.Шмальгаузена «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (Шмальгаузен, 1938). В действительности реальным объектом исторического развития является не отдельно взятый организм, а их самовоспроизводящаяся совокупность, исторически сложившаяся в пределах определённого географического пространства. Однако мысль о возможности согласованных системных трансформаций всей совокупности конспецифических организмов в пространстве географического масштаба была явно сродни «Номогенезу» Л.С. Берга, (1922), к которому в особенности в те времена относились как к антидарвиновской метафизической ереси. Вероятно, именно поэтому вышеназванная работа И.И.Шмальгаузена сфокусирована на организме.

В последние десятилетия всё более широким признанием пользуется системно-синергетический подход к фундаментальным проблемам биологии и других областей науки (Тахтаджян, 1971; Чайковский 2006; Исаева, 2005 и др.). Синергетическая целостность как основной принцип биологической организации – не просто наличие прямых и обратных связей между всеми элементами живой системы и идущими в ней процессами. *Синергетическая целостность биологического*

объекта заключается во взаимообусловленности его элементов и идущих в нём процессов, а также их реакций на окружающую среду, определяющих системную устойчивость данной формы жизни. При этом под *системной устойчивостью* объекта подразумевается его устойчивость как целого.

Эта взаимообусловленность элементов и изменений живой системы любого уровня может быть как непосредственной, так и в разной степени опосредованной. В первом случае наблюдаемые явления настолько взаимосвязаны, что со всей очевидностью не находятся в отношениях причины и следствия и безошибочно воспринимаются как разные аспекты одного и того же состояния или процесса. Ярким тому примером служит эмбриогенез, в особенности на его ранних стадиях. Во втором случае, когда взаимообусловленность разных проявлений живого в достаточной степени опосредована, ею можно пренебречь, точно так же как универсальные законы квантовой механики можно не учитывать применительно к движению футбольного мяча, если рассматривать его с исключительно практической точки зрения. Тогда взаимообусловленные (т.е. реально не разделимые) проявления биологического объекта упрощённо представляются как результат действия прямых и обратных причинно-следственных связей его как бы дискретных составляющих, а не как разные аспекты одного и того же состояния или процесса. Та или иная степень игнорирования синергетики, лежащей в основе любых проявлений живого, допустима, операциональна и просто неизбежна.

Вместе с тем редукционизм объяснительной модели должен быть адекватным поставленной задаче. Например, весь комплекс причин лавинообразного роста численности успешно интродуцированных форм, не наблюдаемого на их исторической родине, можно свести к отсутствию на новой территории специфических конкурентов, хищников и патогенных агентов. Однако некоторые иммигранты могут претерпевать поразительные изменения, природа которых остаётся не доступной для понятийного аппарата дарвинизма в любой его форме. Так, по данным С.В. Ковалёва (Ковалёв, 2007; Kovalev 2004), у североамериканского нелетающего жука-листоеда *Zygogramma suturalis*, интродуцированного в предкавказье для борьбы с амброзией, за период существования всего нескольких поколений резко увеличивается

фенотипический полиморфизм, полностью изменяется пространственная структура популяции, а затем появляются крылья с соответствующим образом иннервированной летательной мускулатурой и...способность к полёту! «Эффект Ковалёва» демонстрирует возможность системного формообразующего ответа популяции не только на отдельные факторы среды, но и на собственное «ценотическое окружение» (Чайковский, 2006).

Можно предположить, что наряду с «популяционным сигнальным полем» (Наумов, 1973), направляющим поведение конспецифических особей на сохранение устойчивости собственной популяции, существуют комплексы биоценотических сигналов материальной природы и популяционные формообразующие реакции на них. Из этого, в частности, следует, что, несмотря на разнообразие условий в пределах своего естественного ареала, все североамериканские популяции вышеупомянутого жука-листоеда должны находиться под действием какого-то комплексного ценотического фактора. Сигналы от данного фактора блокируют системно разрешённое становление летающей жизненной формы, минимизируют фенотипический полиморфизм и детерминируют определенные популяционные характеристики, наблюдаемые *только* на исторической родине объекта. Вполне возможно, что основным ценотическим фактором, определяющим «североамериканское» устойчивое состояние этого монофага, является популяционная структура амброзии, которая кардинально изменилась при её интродукции на юг России.

АДАПТИВНЫЕ И ИНАДАПТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ

Выше уже упоминалась экологическая реальность видов как специфическое участие каждого из них в поддержании динамической устойчивости исторически сложившегося сообщества. Именно в результате «хорошего» видообразования, связанного с освоением разных экологических ниш, появляются устойчивые межвидовые отличия по таким признакам, которые, несмотря на их внутривидовую изменчивость, можно использовать как диагностические. Вместе с тем уже давно был отмечен преимущественно инадаптивный характер многих видовых диагностических признаков, в особенности в тех случаях, когда они не связаны

с репродуктивной изоляцией. Ещё в первой половине минувшего столетия последователи механистического «адапционизма» категорически отрицали возможность возникновения инадаптивных признаков, ломая голову над «биологическим смыслом» тех или иных явно бесполезных, а то и вовсе «мешающих жить», но при этом устойчивых структур и метрических тенденций. В своей статье «Адаптивна ли эволюция?» Д.Н. Кашкаров (1939) очень язвительно высказывался по поводу избрательности некоторых авторов в придумывании непосредственной адаптивной нагрузки для любых видоспецифических характеристик. По его образному выражению, такие признаки подобны вагонам, прицепленным к локомотиву эволюции, в целом адаптивной на общеорганизменном и, в частности, на физиологическом уровне.

Но тогда возникает вопрос о причине такой «сцепленности». Феномен плейотропного действия генов вне «системно-синергетического контекста» не только не объясняет, а, напротив, ещё более маскирует природу формообразования и, в частности, становления видов. Так, если понимание системной природы формообразования ограничивается только представлением о целом веере фенотипических последствий единичной мутации, то эволюция представляется совершенно невероятным процессом. Так, С.Г. Инге-Вечтомов (2004) приводит образную шутку Н.В. Тимофеева-Ресовского: «Трудно исправить часы, стреляя в них из пистолета». От себя заметим, что и без того невообразимо малая вероятность усовершенствования часов путём отбора результатов наиболее удачных выстрелов по ним уменьшится ещё на порядок, если с любым случайным попаданием будет связан непредсказуемый паттерн множественных последствий.

Явная неудовлетворительность объяснительной модели формообразования, материалом для которого служат замены единичных нуклеотидов, породила идею о «блочности» эволюции на уровне генома (Инге-Вечтомов, 2004). Согласно этим представлениям, генетическим материалом для формообразования служат не точечные мутации, а уже изначально существующие целые блоки будущих функциональных генов. Вместе с тем «блочная» модель не дает ответа на вопрос: каким образом «вводятся в эксплуатацию» любые элементы эволюционного материала – будь то точечные мутации, или вышеупомянутые геномные «блоки»?.

Действительно, самоорганизация любого функционально значимого геномного комплекса была бы невозможной, если бы: 1) представляла собой последовательность случайных и разобщённых во времени передислокаций отдельно взятых блоков, 2) зарождалась только в единственной локальной популяции, 3) не фиксировалась неким фактором на всех своих этапах и 4) не была направлена в обход таких промежуточных состояний, с которыми связаны разрушительные системные последствия. Отсюда следует единственный вывод, к которому, как уже указывалось выше, вплотную подошёл ещё И.И. Шмальгаузен (1938): *на глобальном уровне в процесс формообразования согласованно вовлечены все составляющие всех представителей эволюционирующей жизненной формы в пределах некоего географического пространства*. Вот почему в свете представлений о пространственно-временной синергетической целостности живых систем в качестве элементарного объекта экологически обусловленного формообразования следует рассматривать популяцию в её экологическом аспекте. В отличие от «генетической популяции» все части «экологической популяции» совсем не обязательно связаны общим потоком генов (Щипанов 2001). По Н.А. Щипанову, экологическая целостность такого населения определяется синхронностью всех популяционных циклов, соответствующей синхронной динамике внешней среды и связанной с ней фенологией ценоза в пределах занимаемой территории.

Между тем ряд феноменов может показаться противоречащим представлениям о синергетической целостности живого. Так, формообразование практически всегда сопровождается нескоррелированными изменениями целого ряда признаков. Исторические изменения разных признаков могут, как известно, осуществляться с разной скоростью, вплоть до того, что некоторые из них не изменяются на фоне быстрых трансформаций других, оставаясь, таким образом, якобы не вовлечёнными в эволюционный процесс. На самом деле вышеперечисленные общеизвестные факты отнюдь не противоречат биологическому системному принципу «взаимобусловленности всего». Локальный дефицит упорядоченности структур и процессов, а также гетерохрония трансформаций, как и все прочие особенности любой формы жизни, системно разрешены в той мере, в какой их становление не встречает сопротивления со

стороны целостной структуры объекта и не подорывает его устойчивость как целого.

В связи с этим хотелось бы обратить внимание на то, как редко вспоминают об условности таких часто используемых клише, как «эволюция признака» или «разная скорость эволюции по разным признакам». Тем более далеко не все осознают условность представлений о непосредственной направленности формообразования на возникновение, изменение или стабилизацию чего бы то ни было, тогда как в действительности оно направлено лишь на сохранение общей, системной устойчивости объекта. И, наконец, уже совсем немногие задаются вопросом о биологическом смысле инадаптивных эмерджентных признаков.

СТРУКТУРА, ФУНКЦИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КОМПЛЕМЕНТАРНОСТЬ

В нашем понимании биологическое значение любого признака заключается в его соответствии системной устойчивости данной жизненной формы в конкретных условиях среды. Закономерная направленность самоорганизации и трансформации любых элементов живой материи на соответствие всех и каждого наиболее устойчивому состоянию образуемого ими целого пронизывает все иерархические уровни системной организации жизни – от молекулярного до ценотического. В связи с этим можно выделить две составляющих системной устойчивости живого и, в частности, таких форм жизни, которые (по крайней мере, с позиций таксономической практики) рассматриваются как виды. Прежде всего бросается в глаза адаптивная составляющая, включающая функциональное обеспечение системной устойчивости соответствующих организмов, любые проявления их приспособленности к абиотическим и биотическим факторам среды, и, в конечном счёте, определяющая экологическую комплементарность данной формы окружающему ценозу. С последней связан адаптивный вектор любой биологической трансформации, направленный на самоорганизацию функционального обеспечения системной устойчивости объекта. Вторая составляющая системной устойчивости любой формы жизни – конструктивная, или структурная. Она определяет вектор трансформации, направленный на наименьшее сопротивление со стороны

структуры самой изменяющейся живой системы и, соответственно, на наиболее устойчивое новое состояние этой структуры.

Таким образом, формообразование может идти только по одному из путей, системно разрешённых устойчивой целостностью объекта. Число таких разрешённых путей может быть очень большим, но их разнообразие всегда системно канализовано точно так же, как разнообразие бесчисленных вариантов снежинок. Любая самоорганизация или трансформация, ориентированная исключительно на структурную устойчивость, может быть только абиотической. Это, к примеру, – самоорганизация кристаллической решётки или вихревых потоков неживого вещества.

Адаптивная и конструктивная составляющие биологической системной устойчивости и соответствующие им векторы трансформации находятся в сложно опосредованных синергетических отношениях, о которых уже говорилось выше. Их суть заключается в том, что любая завершённая формообразующая трансформация представляет собой сеть взаимообусловленных изменений, автогенетически «работающих» на системную устойчивость объекта, включающую его экологическую комплементарность ценозу. Так, упомянутый выше «эффект Ковалёва» показывает, что, (по крайней мере, в некоторых случаях) мгновенная реализация целых структурно-функциональных комплексов, равно как и её блокировка, может быть обусловлена состоянием окружающего ценоза, а не какими-либо жизненно важными факторами непосредственного действия, которыми оперирует понятийный аппарат дарвинизма.

Идея о формообразовании, канализованном 1) направленностью на устойчивость структуры, 2) комплементарностью этой структуры своему собственному функционированию и 3) экологическим соответствием эволюционирующего объекта ценозу принципиально отличается от эволюционных представлений ламаркистов и дарвинистов. Условия существования по версии первых непосредственно, а по версии вторых через естественный отбор, но в обоих случаях практически монополюсно определяют становление исключительно адаптивных признаков, которые нередко соответствуют выполняемой функции как ключ замку. Правда, при этом дарвинисты в самых общих чертах согласны с тем, что особенности самой системы канализуют потенциально

возможное разнообразие её разрешённых трансформаций. Например, они вряд ли станут возражать против декларации о системном запрете на образование пера у млекопитающих, а шерсти – у птиц. От себя отметим, что данные запреты связаны с несоответствием пера устойчивой структуре системы «мammального» уровня организации, а волоса – устойчивой структуре системы «птичьего» уровня точно так же, как форма кристаллов одного вещества не соответствует устойчивому состоянию твёрдой фазы другого.

Такие выдающиеся биологи прошлого, как Д.Н. Кашкаров (1939) и Дж. Симпсон (1948), поразительно глубоко для своего времени осознававшие целостность формообразования, ясно понимали неизбежность появления инадаптивных признаков как системных последствий адаптивной эволюции. Причём последний считал возможным приобретение первично инадаптивными признаками функциональной нагрузки. От себя уточним: любая трансформация жизненной формы в ответ на изменение условий существования является переходом от одного системно устойчивого состояния к другому (Левченко, 2004), которому соответствует иной вариант её структуры. С.В. Ковалёв (2007) образно сравнивает такую трансформацию с фазовым переходом вещества из одного состояния в другое, вот почему, «локомотив» нового адаптивного на общеорганизменном уровне состояния (Кашкаров, 1939), и (в соответствии с нашей интерпретацией) нового состояния системной устойчивости объекта тянет за собой целый «состав» инадаптивных признаков.

Подобный феномен обычно рассматривают как проявление вышеупомянутого плейотропного действия генов, однако именно структурная составляющая общеорганизменной устойчивости лежит в основе плейотропии. В самом деле взаимодействие продукта любого отдельного гена с любыми другими внутриорганизменными факторами может иметь только такой паттерн, который системно разрешён устойчивой структурой организма. Таким образом, «приобретатель» практически любой адаптации получает ее вместе со структурным или метрическим «довеском», соответствующим требованиям конструктивной устойчивости данного объекта эволюции. Этот «довесок», наподобие элемента дизайна или декора, может поначалу никак не влиять на функциональный аспект существования представителей

данной филетической линии, по крайней мере до определённого этапа её дальнейшего исторического развития.

Проявление эволюционной линией какой-либо специфической инадаптивной тенденции, называют «филогенетической инерцией» (Blomberg and Garland, 2002). Последнюю принято рассматривать как особенность группы, унаследованную от её общего предка, для которого она якобы была адаптивной. Такое понимание природы инадаптивных тенденций служит ярким примером игнорирования структурной составляющей системной устойчивости жизненных форм и структурного вектора их исторического развития. Перипетии автогенетического «поиска» системно устойчивого состояния при изменяющихся условиях могут сложиться так, что какая-либо структурная особенность или метрическая тенденция объекта формообразования, соответствующая его устойчивой многоуровневой конструкции, начинает давать «функциональный сигнал». Недавний нейтральный «довесок» становится проблемным для слаженной работы всего структурно-функционального ансамбля или (и) для дальнейшего существования жизненной формы в её экологической нише. Объект «выталкивается» из своей ранее устойчиво занимаемой «лунки» и начинает *целостно* «катиться» по сложнейшему многомерному «ландшафту формообразования» (эпигенетическому ландшафту). Дело в том, что каждому эволюционирующему объекту, оказавшемуся в неустойчивом промежуточном состоянии, соответствует определенный системно обусловленный «ландшафт структурной устойчивости». Перепадам высот этого воображаемого «ландшафта» соответствуют переходы от максимального до нулевого значения структурной составляющей устойчивости данного объекта эволюции как целого. Иными словами, этот умозрительный «ландшафт» отображает вероятность любых эволюционных трансформаций в том случае, если бы она определялась исключительно устойчивостью конструкции объекта.

Что касается «ландшафта формообразования» то его «горы», «равнины» и «впадины» соответствуют вероятности эволюционной реализации разных состояний объекта как целого на основе консенсуса между структурной и адаптивной составляющей его системной устойчивости. Совершенно очевидно, что исторически непродолжи-

тельная кризисная стадия системной нестабильности нередко заканчивается вымиранием. В ином случае объект «закатывается в новую лунку», т.е. в изменившихся условиях снова совмещает в себе необходимое сочетание структурной устойчивости, эффективного функционирования и адекватности ценозу.

Самое примитивное урегулирование противоречий между адаптивным и конструктивным вектором формообразования сводится к вышеупомянутому консенсусу между требованиями структурной устойчивости и адаптации. При этом изначально инадаптивные особенности, обусловленные системной устойчивостью форм, относящихся к определённому филуму или уровню организации, в конце концов, обычно оказываются в той или иной степени адаптивно задействованными. Автогенетическое обеспечение первично инадаптивных последствий системной устойчивости объекта адаптивной функциональной нагрузкой соответствует более стабильному состоянию системы в целом, чем простой баланс адаптивных и конструктивных тенденций. Обеспечение адаптивной «занятостью» первично инадаптивных признаков системной природы может повысить устойчивость формы в занимаемой ею экологической нише либо, при изменении внешних условий стать перспективным средством для освоения новой ниши или даже для выхода на более высокий уровень организации.

Данная модель была давно преформирована работами эволюционистов и исследователей в области теории систем. Просто наша её интерпретация максимально сфокусирована на «руководящей роли» устойчивости в наиболее широком её понимании. Системно-синергетический подход к проблемам формообразования открывает путь к неметафизическому пониманию природы сложно функционирующих адаптивных структур, адаптивно нейтральных и даже кажущихся опасными для жизни особенностей, а также почти самоубийственного «альтруизма» по отношению к ценозу со стороны некоторых его членов. Так, мы полагаем, что эволюция предков жирафа и окапи не была непосредственно направлена на удлинение конечностей, шеи и языка. Тенденция к становлению подобных пропорций есть ни что иное, как тот самый инадаптивный «довесок», который когда-то получили представители данной линии развития, придя к какому-то очередному

новому состоянию системной устойчивости. Иными словами, одной из особенностей этой филетической линии стала сложно опосредованная взаимообусловленность общей устойчивости её представителей как живых систем и определённой метрической тенденции. Что касается разной степени её выраженности у жирафа и окапи, то это уже проявление консенсуса между структурной и адаптивной составляющими их системной устойчивости и, соответственно, между структурным и адаптивным вектором формообразования. Таким образом, данная первично инадаптивная метрическая тенденция впоследствии была достаточно просто и очень адаптивно «пристроена к делу».

Постепенное приобретение «жирафьих» пропорций в рамках традиционной дарвиновской модели градуальной эволюции невероятно хотя бы потому, что адаптивная ценность их минимальной выраженности на самых начальных стадиях становления была бы равной нулю. Вышеупомянутое «квантовое» или «мгновенное» формообразование или «генетическая революция», в интерпретации неodarвинистов, также не объясняет причины подобных феноменов. В их эволюционной модели признаётся возможность быстрых многоуровневых системных сдвигов, но не вскрывается природа интегрированного и функционально перспективного характера последних.

Ещё одним ярким примером взаимодействия структурного и адаптивного вектора формообразования может служить половой диморфизм некоторых курообразных (Galliformes) и брачное поведение их самцов. Мы безоговорочно разделяем далеко не оригинальную точку зрения, согласно которой тенденция к становлению подобных морфологических и поведенческих вторичных половых признаков изначально инадаптивна. В соответствии с нашими представлениями она является системным последствием общей устойчивости представителей соответствующих эволюционных линий. Версия о непосредственной роли полового отбора в становлении подобных признаков, на наш взгляд, неправдоподобна в соответствии с неоригинальной аргументацией, уже приведённой в отношении пропорций жирафовых. Устойчивой целостной структуре организма каждой из этих форм соответствуют такие особенности полового диморфизма и брачного поведения, которые, казалось бы, должны быть не совместимыми с выживанием, поскольку делают самцов слишком

лёгкой добычей для хищников. Тем не менее популяционная структура, стратегия размножения и другие экологические характеристики устойчиво «встраивают» данные элементы биоразнообразия в определённые сообщества. При этом связанные с риском для жизни вторичные половые признаки и брачное поведение самцов не служат «антиадаптивной» платой за общую системную устойчивость соответствующих форм, а функционально соответствуют их экологическим нишам.

Кроме того, некоторые особенности размножения и постнатального развития, обычно рассматриваемые как прямые адаптации, в действительности являются системными последствиями общей устойчивости своих обладателей, позволяющими им выживать только в определённой экологической обстановке. Так, полёвки (Rodentia, Arvicolinae), специализированные к условиям существования в горах, характеризуются (по сравнению с неспециализированными в этом плане представителями той же самой группы) пониженной интенсивностью размножения, замедленным постнатальным развитием, поздним половым созреванием и отсутствием ярко выраженных колебаний численности. При этом данные формы сохраняют во взрослом состоянии такой ювенильный краниометрический признак, как увеличенную относительную ширину межглазничного промежутка, очевидно системно связанную с замедленным постнатальным развитием и поздним половым созреванием. Жизненная стратегия подобного типа экологически адекватна характерному для высокогорья сочетанию ограниченных по площади стадий, относительно стабильной кормовой базы и хорошо защищённых укрытий этих форм. Вместе с тем высокогорные представители широко распространённых видов полевок, не специализированных к данной среде обитания, характеризуются ранним развитием и высокой плодовитостью (Покровский и Большаков 1979; Маликов и Мейер, 1990). Несмотря на то, что, с позиций превалирующих объяснительных стереотипов, жизненная стратегия специализированных полёвок субальпийки и альпийки рассматривается как прямая адаптация (Покровский и Большаков 1979), такая точка зрения в корне противоречит базовому положению неodarвинизма о естественном отборе.

Вот что пишет о естественном отборе один из ведущих и безупречно последовательных неodarвинистов В. Грант: «Согласно первоначальной дар-

виновской точке зрения, особи, обладающие селективным преимуществом перед другими, лучше приспособлены к критическим условиям среды, чем эти другие особи. В отличие от этого, популяционно-генетическая теория отбора утверждает, что типом, обладающим более высокой приспособленностью, или селективной ценностью, следует считать тот тип, который оставляет больше потомков, чем его конкуренты, независимо от того, приспособлен ли он к своей среде лучше или нет» (Грант, 1991, с. 99). Следовательно, в соответствии с этой «железной» логикой естественный отбор нигде и никогда не мог благоприятствовать постепенному становлению энергосберегающей жизненной стратегии специализированных высокогорных полёвочьих. Наследственно закреплённое снижение плодовитости совместно с темпами постнатального развития и полового созревания может происходить только в очень сжатые сроки как системное последствие перехода предковой формы к новому устойчивому состоянию. Этот переход инициируется какими-либо внешними и обусловленными ими внутренними факторами совершенно нематафизической природы, которые связаны с выходом живой системы из своего прежнего устойчивого состояния. Дестабилизировать объект эволюции как систему может и изменение климата, и «обеднение» генетической среды, и смена ценотического окружения («эффект Ковалёва»), и системные последствия собственного исторического развития. Дестабилизированная система оказывается под совместным воздействием структурного и адаптивного вектора формообразования, которое определяет канал дальнейшего развития. Благодаря системным последствиям очередного устойчивого состояния организма, которые вместе с тем препятствуют поддержанию необходимой для выживания численности, соответствующая жизненная форма сохраняется только там, где данные последствия экологически адекватны (Маликов и Мейер 1990). Это очередной, достаточно простой вариант параллельного достижения эволюционирующими объектами, относящимися к разным филогенетическим линиям одного подсемейства, такой степени устойчивости, что её по сути «системный груз» превращается в некое подобие прямой адаптации, не будучи таковой в действительности.

При этом системные последствия самоорганизации нового устойчивого состояния объекта,

выраженные в виде эмерджентных структур, иногда бывают задействованы поистине изошрённо. В качестве примера можно привести морфофункциональное разнообразие так называемой *половой косточки*. Мужская половая косточка, или «бакулюм» образуется в головке мужского полового члена всех грызунов, зайцеобразных, хищных, ластоногих и рукокрылых, у большинства приматов, а также у некоторых насекомоядных и полностью отсутствует во всех остальных отрядах млекопитающих (Соколов, 1973). Примечательно, что половая косточка, судя по всему, системно разрешена и в клиторе, по крайней мере, у некоторых грызунов, как, например, у золотистого хомячка (Callery, 1951) и лабораторной крысы. Причём у самок крысы, в норме лишённых данной структуры, её образование индуцируется инъекциями тестостерона (Murakami and Mizuno 1984). Дистальный «трезубец» бакулюма мышеобразных (подотряд *Myomorpha*) в одних группах не кальцинируется в течение всей жизни, тогда как в других – кальцинируется до, во время, или после полового созревания. Иногда это происходит в таком позднем возрасте, до которого представители соответствующих форм обычно не доживают в природе. Более того, топология закладки очагов кальцинации «трезубца» не консервативна даже на внутривидовом уровне (Malikov et al., 2006). Таким образом, половая косточка не является эволюционно устоявшейся структурой. С нашей точки зрения, это есть в одних случаях реализованная, а в других нереализованная, но, как у самок крысы, существующая в скрытой форме первично инадаптивная тенденция, соответствующая целостной устойчивости систем определённого типа. К данному типу живых систем относятся либо все плацентарные, либо только те их группы, в которых половая косточка так или иначе присутствует. Инадаптивный характер косточки клитора золотистого хомячка совершенно очевиден. Опорная функция бакулюма может быть самой разной, в зависимости от его размеров, по сравнению с головкой пениса – от нулевой у мышеобразных грызунов и кошачьих, до весьма значительной у ластоногих. Кроме того, у мышеобразных структурно-функциональный комплекс, включающий дистальную часть головки пениса и находящийся в ней «трезубец» бакулюма, демонстрирует феномен, который можно назвать «избыточным функционированием». Так,

у некоторых представителей ряда семейств мышеобразных каждая лопасть «трезубца» входит в один из трёх выступающих сосочков, образованных дистальной частью головки полового члена (Воронцов, 1982). Очень похоже на то, что данная структура усиливает вагинальное возбуждение самки во время копуляции.

Может ли подобный морфофункциональный комплекс быть результатом направленного отбора, который в его общепринятом дарвиновском понимании оперирует только свойствами, определяющими дифференцированный генетический вклад их обладателей в следующие поколения? Если да, то тогда этот комплекс должен быть сформирован путём полового отбора. В соответствии с дарвиновской логикой в данном случае отбор, «работающий» на образование и усиление «трезубца», мог бы осуществляться только на стадии копуляции, предшествующей коитусу, при сексуальных взаимодействиях самки сразу с несколькими конкурирующими самцами. Между тем подобной системы спаривания нет ни у одной из жизненных форм, обладающих «трезубцем».

Получается, что образование вышеупомянутого структурно-функционального комплекса путём направленного естественного отбора в его дарвиновском понимании нельзя смоделировать ни как градуальный процесс, ни как «мгновенное» эволюционное событие, даже если игнорировать все давно замеченные «слабые места» любой модификации теории Дарвина. Следовательно, исходя из логики «селектогенеза», предполагаемое функционирование «трезубца» как фактора дополнительного вагинального возбуждения явно избыточно. «Трезубец», как и сам бакулюм есть системное последствие устойчивости объекта как целого. Вместе с тем, как уже было указано выше, самоорганизация ещё более устойчивого состояния эволюционирующего объекта происходит путем обеспечения функциональной нагрузкой изначально инадаптивных системных последствий его трансформации.

Для конкретизации вышеприведённых общих соображений представим, что системно обусловленное развитие кальцинированного «трезубца» достигает определенного порогового уровня и при этом не сопровождается становлением его функционального участия в процессе копуляции. Тогда подобная структура неизбежно станет создавать помехи согласованной работе функционирующей

системы, т. е. «работать» против ее устойчивости. Таким образом, системные последствия стремления эволюционирующего объекта к устойчивому состоянию сами становятся препятствием для сохранения его устойчивости. Единственно возможный путь решения сложившегося противоречия – обеспечить данную структуру функциональной нагрузкой, поэтому мы предполагаем, что *автогенетический поиск наиболее устойчивого состояния жизненной формы имеет тенденцию к обеспечению функциональной нагрузкой изначально инадаптивных системных последствий этого процесса. Максимальная обеспеченность функциональной нагрузкой изначально инадаптивных системных последствий эволюции есть одно из необходимых условий максимальной устойчивости объекта как целого на достижение которой, в конечном счёте, направлена любая биологическая трансформация и эмерджентная самоорганизация.* Между тем максимальная системная устойчивость объекта формообразования, которой должна соответствовать максимальная обеспеченность функциональной нагрузкой всех его структурных элементов и собственная абсолютная комплементарность ценозу, есть понятие идеальное, поскольку она реально недостижима.

«ФЕНО-ГЕНОМ». ФОРМООБРАЗОВАНИЕ КАК САМООРГАНИЗАЦИЯ ФЕНО-ГЕНОМНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ

О необходимости нового, а на самом деле хорошо забытого старого биологического мировоззрения неопровержимо свидетельствуют современные достижения молекулярной генетики. Во-первых, наивно механистическими стали выглядеть ещё недавно незыблемые представления о том, что фенотип (совокупность всех признаков и свойств конкретной формы жизни, за исключением состава её генома) напрямую закодирован в геноме (Тарантул, 2003; Исаева, 2005). Во-вторых, выяснилось, что молекулярный продукт практически любого гена связывает его с рядом других генов, которые все вместе образуют целостно функционирующую сеть. В результате, свойства, а то и само наличие конечного продукта может зависеть от любой точечной мутации в вышележащей части цепи. Кроме того, «вертикальные» цепи генов оказались функционально связан-

ными горизонтальными «мостиками» (Wilkins, 2007). Всё это дополнительно проливает свет на возможность многовариантной генетической составляющей одной и той же целостной реакции объекта на действие дестабилизирующих факторов и природу неоднозначности эффекта одной и той же точечной мутации в разной «генетической среде». В соответствии с представлениями геномики и протеомики, все составляющие генома и фенома находятся в отношениях сложнейшей сквозной взаимообусловленности по принципу «связи всего со всем» (Тарантул, 2003). Итак, картина, открывающаяся с самых передовых рубежей развития биологии, ещё раз свидетельствует о том, что организм – это динамически устойчивая и целостно функционирующая система *взаимообусловленных* или, по терминологии В.Ф. Левченко (2004), «самозацикленных» отношений между геномом и феномом, которую можно рассматривать как «фено-геном». Традиционно такие отношения принято называть эпигенетическими, а их систему – эпигеномом (Уоддингтон 1947, 1970; Васильев, 2005). Между тем, термин «эпигенетика» и все производные от него, на наш взгляд, недостаточно точно отражают собственное смысловое содержание. Они могут быть истолкованы как имеющие отношение к «надгенетическим» факторам наследственности, трансформации и самоорганизации, что явно не соответствует пониманию живой системы, как основанной на принципе взаимообусловленности всего, что её составляет. Вместе с тем, мы ни в коей мере не призываем к отказу от исторически устоявшейся терминологии.

Из изложенного выше следует, что настало время по-новому взглянуть на феномен «нормы реакции» и проблему наследования ненаследственных изменений. Начнём с того, что общепринятое понимание нормы реакции, как ненаследственной стереотипной адаптивной перестройки организма в ответ на определённые изменения внешних условий, устарело. С системной точки зрения, понятие об адаптивном изменении живого объекта, в целом, достаточно условно, поскольку, как уже было сказано выше, «погоня за ускользающей системной устойчивостью» имеет не только адаптивный, но и структурный вектор. Всё это непосредственно относится и к норме реакции, которая также как и «нормальное» формообразование является целостной комплексной перестройкой

фено-генома, благодаря которой он, как система, приобретает другое устойчивое состояние взамен прежнего, утраченного в результате изменившихся внешних условий. У нормы реакции, как и у формообразования, есть системно взаимосвязанные адаптивный и структурный вектор. При этом, норма реакции осуществляется только через изменение фено-геномных отношений, а не состава генома. Как тут не вспомнить о глубочайших различиях между шимпанзе и человеком, в сочетании с поразительным сходством их геномов (Wildman et al., 2003; Тарантул, 2003). Норма реакции характеризуется ещё одной существенной особенностью, о которой, ввиду привычной очевидности последней, мало кто задумывается – однотипным независимым проявлением у всех представителей одной и той же формы жизни в сходных условиях, по крайней мере, в достаточно больших генетически полиморфных популяциях. С системной точки зрения, норма реакции очень похожа на мгновенное формообразование «в духе эффекта Ковалёва», речь о котором шла выше, и на «экологическое расообразование», речь о котором пойдёт ниже. Для того, чтобы проводить прямую аналогию между нормой реакции и «мгновенным» формообразованием, нужно обоснованно отклонить два обычно выдвигаемых против этого категорических возражения.

Возражение первое: *в отличие от эволюционного события, норма реакции – это следование «подготовленным» в результате адаптивной эволюции «инструкциям» по реагированию на определённые изменения условий существования. Таким образом считается, что данными инструкциями определяются те «каналы», по которым реализуются дискретные варианты модификационной изменчивости.* Вместе с тем эволюционный поиск нового устойчивого состояния, так же, как и норма реакции осуществляется не «по бездорожью». Эволюционные трансформации возможны пусть даже и по многим, но только по строго определённым путям, поскольку они канализованы разными дискретными вариантами консенсуса между структурной и адаптивной составляющей системной устойчивости объекта, в зависимости от условий существования. Отсутствие принципиальных различий между модификационными и эволюционными трансформациями демонстрирует упомянутый выше «эффект Ковалёва», который можно рассматривать как норму

реакции на смену ценоза, растянутую на период жизни нескольких поколений. Он, как и типичная норма реакции, заключается в перестройке фено-геномных отношений при вероятном постоянстве состава генома. Одно из последствий этого, как указано выше, – разблокирование системно разрешённого очевидно для всех насекомых «канала» самоорганизации структурно-функционального комплекса, обеспечивающего полёт. Данный канал самоорганизации конечно же не является эмерджентным эволюционным приобретением для современных насекомых. Однако его разблокирование при интродукции в Палеарктику, сопровождающееся «инженерно завершённым» комплексом системных последствий, исторически уникально.

Возражение второе: норма реакции – это «созданная» и «отлаженная» направленной эволюцией способность к адаптивному системному реагированию организма на внешние условия, следовательно, конкретное проявление нормы реакции нельзя рассматривать как непосредственно наследуемый признак. Иными словами, наследуется не модификационная трансформация, а потенциальная способность к ней. Тем не менее, даже не выходя за привычные рамки понятийного аппарата дарвинизма, можно смоделировать такое эволюционное событие, в результате которого определённое проявление нормы реакции становится необратимым. За обратимость нормы реакции должен «отвечать» какой-то генетически детерминированный фактор. Если изменение среды, которому соответствует проявление определённой нормы реакции, наступает «всерьёз и надолго», фактор, ответственный за её обратимость может редуцироваться, наподобие органа, утратившего свою прежнюю функцию. Таким образом, устойчивая в соответствующих условиях среды ранее обратимая трансформация фено-геномных отношений становится необратимой, создавая полную видимость наследования приобретённых свойств. Особого внимания также заслуживает сходство между нормой реакции на определённый внешний фактор и фенотипическим эффектом определённой точечной мутации, наблюдаемым независимо от действия данного внешнего фактора (Лукин, 2005). Последнее лишнее раз свидетельствует о системном и канализованном характере трансформаций фено-геномных отношений.

ОБЪЯСНЕНИЕ «ЧУДА» В ОБХОД МЕТАФИЗИКИ И МЕХАНИЦИЗМА

Не метафизическая, а совершенно естественная направленность развития любого биологического объекта на комплементарность структурной и адаптивной составляющих собственной системной устойчивости играет роль архитектора, дизайнера и инженера живой природы. Можно без преувеличения сказать, что модель системно-синергетического становления целостно функционирующих сложных структур свободна как от механицизма теории Ч. Дарвина и СТЭ так и от метафизики эволюционных представлений, подобных «номогенезу» Л.С. Берга (1922), который указывал на загадочность имманентных законов эволюции. Кроме того, становится всё более очевидным, что идея наследования приобретённых свойств Ж.Б. Ламарка является не ложной, а теоретически незавершённой, чем, собственно, и объясняется её метафизичность. Мы полностью разделяем далеко не оригинальную точку зрения, согласно которой функция естественного отбора заключается не в «подхватывании» и распространении любых случайных наследственных изменений, уменьшающих вероятность «генетической смерти» их обладателей. Его роль сводится к сдерживанию распространения тех вариантов системного состояния, общая устойчивость которых в конкретных условиях оказывается ниже некоего критического порога. Кроме того, отбор действует не только через дифференцированный генетический вклад в последующие поколения. При аналогичном фазовому переходу «мгновенном формообразовании» он может осуществляться за счёт разной вероятности самоорганизации тех или иных вариантов исторически промежуточного «макрополиморфного» (Красилов, 2006) системного состояния, в зависимости от степени их устойчивости. Такой «недарвиновский» отбор не связан с пресловутой борьбой за существование. По мнению Ю.В. Чайковского (2006), преувеличение Ч. Дарвином её эволюционной роли было в значительной степени навеяно массовым менталитетом эпохи раннего капитализма, ещё не дозревшим до осознания системности мира. Совершенно очевидно, что без отбора эволюция невозможна. Тем не менее, естественный отбор, в значительно большей степени «редактор» и «мусорщик» эволюции, чем её движущая сила. Хоте-

лось бы ещё раз подчеркнуть, что, если не все, то во всяком случае большинство положений, лежащих в основе вышеизложенных эволюционных представлений, далеко не оригинальны, а просто в своё время не были приняты массовым сознанием научной общности. Такая невосприимчивость к фактам и доводам, указывающим на несостоятельность дарвиновского «селектогенеза», равно как игнорирование сомнений позднего Дарвина во всемогуществе естественного отбора вызваны «пугалом» изначальной целесообразности. Однако любое реальное «чудо» перестаёт быть пугающим призраком метафизики, когда проясняются лежащие в его основе системные принципы.

ВИД КАК ИСТОРИЧЕСКИ УНИКАЛЬНЫЙ И ТИПОЛОГИЧЕСКИ НЕДЕЛИМЫЙ ВАРИАНТ ФЕНО-ГЕНОМНОЙ СИСТЕМЫ. СИСТЕМНАЯ СУЩНОСТЬ СТАНОВЛЕНИЯ ВИДОВ И ВНУТРИВИДОВЫХ ФОРМ

Проблема вида и видообразования обычно считается фундаментальной для эволюционной теории. Между тем, по отношению к проблеме общих системных принципов биологических трансформаций она выступает как один из наиболее важных, но всё-таки частных её аспектов. Что же должны представлять собой вид и видообразование в соответствии с системным подходом к этой проблеме? *С системной точки зрения, мы рассматриваем вид как дискретный пространственно-временной феномен. Таким образом, самостоятельные виды – элементарные, т.е. типологически неделимые варианты устойчивых фено-геномов, классифицируемых по принципу существенного сходства. Принадлежность к фено-геному определённого устойчивого элементарного типа канализует системно разрешённую специфику вида, включая его реальные и потенциально возможные трансформации.* Ввиду своей универсальности, видовой аспект системной концепции формообразования распространяется и на организмы, лишённые рекомбинации. Кроме того, все известные концепции вида, за исключением разве что филогенетической, сфокусированы, по сути, на отдельных частных аспектах его системной концепции. На первый взгляд может показаться, что в системной концепции вида нет ничего нового, по сравнению с типологической концепцией, потому как она обращается всё к тому же пресловутому

«существенному сходству». На это мы ответим: «И да, и нет». «Да» потому, что ещё Аристотель рассматривал виды как сущности не единичной, а множественной природы. Поэтому идентификация видов как объективной реальности неизбежно связана с типологическим объединением объектов в группы по принципу существенного сходства. Таким образом, типология неизбежна в рамках любой, даже «самой биологической» концепции вида. Следовательно, обсуждаемый здесь видовой аспект системной концепции формообразования в этом плане не может быть исключением. Плодотворность данной концепции заключается в том, что в ней предметом типологии служат варианты системной организации изучаемых объектов. К примеру, компьютерный пользователь смог бы *совершенно объективно* различить две разные программы, даже если бы они выполняли одни и те же функции и детерминировали визуально неразличимые образы на дисплее. Ведь для пользования такими программами нужно было бы руководствоваться двумя разными наборами инструкций. Так, например палеарктическая пашенная полёвка *Microtus agrestis* и неарктическая *M. pensilvanicus* характеризуются таким морфо-экологическим сходством, что одно время рассматривались как викарирующие внутривидовые формы (Ellerman, Morrison-Scott, 1951). Тем не менее, по данным сравнительной цитогенетики и экспериментальной гибридизации (Frank, 1959), дивергенция этих форм соответствует как минимум родовому уровню (Golenishchev and Malikov, 2006). То же самое относится к палеарктической и неарктической узкочерепной полевке *Microtus (Stenocranius) gregalis* и *Mynomes (Vocalomys) miurus*. Скептики могут сказать, что системная организация, как предмет типологии, есть не более чем декларация, поскольку систематик, в любом случае, имеет дело с признаками. Всё так, но очень важно, с каких позиций их рассматривать. С системной точки зрения, признаки – это проявления пространственно-временных системно разрешенных состояний фено-генома. При этом наша цель заключается в том, чтобы, по результатам анализа выбранных для этой задачи признаков сравниваемых форм, определить, относятся ли их фено-геномные системы к одному и тому же или к разным элементарным типам (то есть имеем ли мы дело с одним, или с разными видами). Для этой цели в качестве признаков могут фигурировать

вать любые пространственно-временные характеристики анализируемых объектов, включая их формообразующие реакции и взаимодействия в природе и в эксперименте. Такой подход имеет много общего с БКВ, но в отличие от последней сфокусирован не только на репродуктивном критерии, а, как было указано выше, на типологии систем, в рамках которой репродуктивная изоляция является одним из частных аспектов. Как известно, решение о видовом или внутривидовом статусе форм представляется очень сложным, когда диапазоны их изменчивости значительно перекрываются, а репродуктивный критерий видовой дискретности, ввиду аллопатрии или отсутствия рекомбинации, не применим. К этому же разряду наиболее сложных случаев относятся так называемые «филогеографические переломы» по каким-либо маркерам, при явном отсутствии отчётливой репродуктивной изоляции между носителями разных маркеров. Дело в том, что «филогеографический перелом» по одному или даже нескольким генетическим маркерам совсем не обязательно свидетельствует о наличии факторов, препятствующих обмену между соответствующими генофондами (Irwin, 2002). «Филогеографические переломы» по отдельным генетическим маркерам, в особенности связанным с исключительно материнским или отцовским характером наследования, могут возникать по историческим причинам, при отсутствии каких-либо ограничительных генетического обмена через эту границу. Как известно, для того, чтобы установить, относятся ли рассматриваемые формы к разным видам, прежде всего, следует найти между ними hiatus по каким-либо признакам или их комбинациям. На следующем этапе необходимо выяснить природу обнаруженного hiatus, поскольку его наличие само по себе ещё не свидетельствует о видовой самостоятельности соответствующих форм, даже в том случае, если различия между ними определяют прекопуляционную репродуктивную изоляцию. Дело в том, что потенциально возможное разнообразие системно устойчивых состояний видового фено-генома канализует не только внутри и межпопуляционный полиморфизм, но и внутривидовое формообразование. Об этом наиболее ярко свидетельствуют экологические расы, о которых уже говорилось выше. Они, точно так же, как иные «хорошие» виды, могут иметь чёткие морфо-экологические отличия, практически пол-

ностью блокирующие генетический обмен между природными популяциями разных рас. Однако, на самом деле, данные формы – не самостоятельные виды, а проявления системно разрешённых внутривидовых формообразовательных реакций, направленных на сохранение фено-геномной устойчивости представителей данного вида в конкретных условиях существования. Вот некоторые примеры внутривидовых морфо-экологически дифференцированных экологических рас: интродуцированный в Северную Америку растительноядный клоп *Jadera hematoloma*, приуроченные к разным местообитаниям формы гольца *Salvelinus alpinus* и трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, неотропическая гуппия *Poecilia reticulata* медленно и быстро текущих вод, неотропическая древесная ящерица *Anolis sagrei* в лесах разного типа (Ort and Smith, 1998); озёрная и «лососе-подобная» проходная форма кумжи *Salmo trutta* (Махров, 2005); головная *Pediculus humanus capitis* и платяная *P. h. corporis* вошь (Балашов и Дайтер, 1973); экологически обусловленные и в том числе экспериментально полученные «видоподобные» формы тлей неясного таксономического ранга (Shaposhnikov, 1981); оборонительные морфы инфузории *Euplotes aediculatus* (Ciliata, Hypotrichida), дафнии *Daphnia pulex* (Cladocera, Daphniida) и зеленой водоросли *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae, Scenedesmaceae) (Хлебович и Дегтярев, 2003; 2004; 2005).

Как указывалось выше, формообразование любого уровня направлено на сохранение общесистемной устойчивости его объектов в изменяющейся среде. Вместе с тем, с точки зрения системной концепции формообразования, становление форм внутривидового и видового ранга должны принципиально отличаться друг от друга. Видовой фено-геном в пространственно-временном континиуме можно формализовано представить как вращаемый калейдоскоп определенной модели со своим набором цветных стекол и зеркал. Узоры, возникающие в результате вращения трубки, аналогичны разным устойчивым состояниям видового фено-генома, которые самоорганизуются в ответ на действие факторов, дестабилизирующих его предшествующее устойчивое состояние. С одной стороны, за счет случайной комбинаторики потенциально возможное число системно разрешённых вариантов узора, аналогичных внутривидовым формам, практически неограни-

ченно. С другой стороны это разнообразие жёстко канализовано всем комплексом особенностей данного калейдоскопа. Точно так же, любая снежинка геометрически идентифицируется как снежинка, а не что-либо иное, несмотря на огромное число вариантов снежинок, системно разрешённых физическими свойствами молекул воды. Более того, по аналогии с конкретным калейдоскопом или физическими свойствами молекул воды, видовой фено-геном детерминирует реальную вероятность неоднократного образования сходных и даже практически идентичных внутривидовых форм. Действительно, согласно закону гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова (1922), гомология мутагенеза в пределах разных линий определяется их генетической близостью. Уточним: со степенью родства филетических линий коррелирует не только гомология мутагенеза её представителей но и, прежде всего, гомология разнообразия их системно разрешённых формообразующих реакций на основе изменения фено-геномных отношений. По этой логике, максимальная гомология мутагенеза и формообразования должна наблюдаться в пределах одного и того же вида (Рожнов 2006). Поэтому, даже полностью изолированные конспецифические популяции могут отвечать одними и теми же формообразующими реакциями на достаточно сходные условия внешней среды. Такое параллельное формообразование на гомологической основе известно под названием гомоплазии. С системной точки зрения, проявлением гомоплазии можно считать даже однотипную внутривидовую норму реакции на действие одних и тех же внешних факторов. Наиболее ярким примером гомоплазии внутривидового уровня могут служить вышеупомянутые экологические расы. В самом деле, формообразование, связанное с исторически мгновенным изменением среды обитания, должно протекать в стрессовом режиме, исключая любые отклонения от наиболее устойчивых в данных условиях путей трансформации фено-геномных отношений. Именно поэтому, образование внутривидовых экологических рас жестко канализовано и, соответственно, по аналогии с нормой реакции организма, может многократно воспроизводиться по одним и тем же гомологическим каналам. Между тем, гомопластическую составляющую имеет и протекающее в значительно более мягком режиме географическое

внутривидовое формообразование, не связанное с радикальными изменениями условий существования. Так, например, общественная полевка *Microtus socialis* Pallas в пределах своего широкого и мозаичного ареала представлена целым рядом морфологически хорошо дифференцированных географических форм с идентичным кариотипом, которые выделены как подвиды. При этом одна из них, туркменская общественная полевка из туркменского и иранского Копет Дага, получила название «paradoxus». Эта форма морфологически необычайно сильно уклоняется от всех описанных подвидов общественной полевки по целому комплексу признаков. Поэтому некоторые авторы, даже после полученных нами данных о фертильности гибридов «paradoxus» с разными внутривидовыми формами *Microtus socialis* (Golenishchev et al., 2002), продолжают считать копетдагскую общественную полевку самостоятельным видом (Musser and Carleton, 2005). Долгое время вопрос о её таксономическом ранге оставался открытым и для нас. Действительно, фертильность экспериментально полученных гибридов аллопатрических форм, как известно, не может служить бесспорным доказательством их принадлежности к одному виду. Однако впоследствии оказалось, что аллопатрические формы общественной полевки морфологически очень похожие на туркменскую обитают на юго-западе Ирана в районе г. Шираз и в России в районе оз. Эльгон, на востоке Волгоградской области (Golenishchev et al., 2000; Golenishchev et al., 2002). Также не исключается возможность гомопластических хромосомных перестроек у обыкновенной бурузубки *Sorex araneus* (Polyakov et al., 2000) и у мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Grafodatsky et al., 2000). Подобное внутривидовое параллельное формообразование на основе гомоплазии не связано, по крайней мере, непосредственно, с действием каких-либо внешних факторов. В одних случаях, это независимая реализация в сходных условиях одного из системно разрешённых (устойчивых) вариантов видового фено-генома, а в других – одинаковые системные последствия его разных устойчивых состояний.

Если образование внутривидовых форм в определённой степени подобно трансформациям узора в одном и том же калейдоскопе, то видообразованию в качестве грубой, но наглядной аналогии соответствует изменение самого калейдо-

скопа. Можно выделить две базовые составляющие дивергенции видового уровня. Первая из них – фено-геномная (эпигенетическая), которая определяется межвидовыми системными различиями по характеру фено-геномных отношений. Так, например, в основе различий между разными проявлениями внутривидовой нормы реакции лежат различия исключительно между разными системно разрешёнными внутривидовыми вариантами фено-геномных отношений, поскольку видовой геном при этом остаётся неизменным. В основе различий между экологическими расами тоже лежат практически только фено-геномные отношения, хотя в случаях, когда на экологически обусловленное расообразование уходят годы, не исключено становление между ними некоторой дистанции по составу генома. Доля фено-геномной составляющей межвидовой дивергенции может быть разной – от приближающейся к стопроцентной, применительно к шимпанзе и человеку, до очень незначительной, у близкородственных видов-двойников. Фено-геномная составляющая дивергенции видового уровня заключается в перестройке фено-геномных отношений на базе уже сложившегося состава генома. Фено-геномные трансформации, определяющие системно разрешённые варианты нормы реакции, выглядят не как перестройки фено-генома, а как его переключения на как бы запрограммированные «режимы работы». Вот почему варианты внутривидовой нормы реакции подобны штамповке, лишённой какой-либо уникальности. Экологическое расообразование также выглядит как реализация заранее подготовленной программы. Тем не менее, «эффект Ковалёва» показывает, что по характеру своей реализации исторически уникальная, но, при этом, жёстко канализованная трансформация фено-геномных отношений выглядит так, как если бы была заранее запрограммированной. Видообразованию, в значительной степени осуществляемому за счёт изменения фено-геномных отношений, соответствует эволюционная концепция «прерывистого равновесия» (Gould and Eldredge, 1977), а также представления В.Ф. Левченко (2004) об эволюции живых систем. В этом случае, видовой фено-геном выходит из своего устойчивого состояния данного элементарного типа со всем комплексом его системно разрешённых вариантов и вступает в кризисное неустойчивое и, поэтому, *макрополиморфное* (Красилов, 2006) со-

стояние. Кризисное «межвидовое» состояние исторически краткосрочно. Оно может закончиться либо вымиранием, либо переходом к устойчивому состоянию иного элементарного типа с целым каскадом системных последствий, которые обычно фигурируют как видоспецифические особенности. С практической точки зрения, идентифицировать ранние стадии видообразования, которое в значительной степени обусловлено перестройкой фено-геномных отношений, достаточно трудно. Во-первых, полиморфное состояние даже такой структуры, как кариотип, по крайней мере, в отдельных случаях, может быть всего лишь системно разрешённой особенностью совершенно устойчивого видового фено-генома. Во-вторых, макрополиморфное, и с системной точки зрения действительно «межвидовое» состояние, вполне может сочетаться с запаздыванием в становлении репродуктивной изоляции между «кандидатами в разные виды». Кроме того, существуют варианты экологически обусловленного быстрого, но, при этом, «сомнительного» видообразования. К сомнительным видам принято относить морфо-экологически слабо дифференцированные формы без отчётливо выраженной репродуктивной изоляции, обычно различающиеся по каким-либо генетическим маркерам. Тем не менее, с системно-исторической точки зрения, в разряд сомнительных видов могут попасть некоторые формы, получившие видовой ранг еще во времена Линнея. Например, по данным молекулярной генетики, такой по всем статьям «хороший» вид, как белый медведь, исторически мгновенно произошёл от «доньине здравствующего» бурого медведя. Поэтому не удивительно, что они крайне близки по составу гена цитохрома-b, а их полученные в неволе и редчайшие в природе гибриды фертильны (Talbot and Shields, 1996; Gerald et al., 2000). Так что подобное вроде бы «великолепное» видообразование вполне возможно не является «слишком хорошим». Действительно, оно системно очень похоже на упомянутое выше независимое жестко канализованное образование одной и той же внутривидовой экологической расы, но только растянутое не на считанные годы, как у насекомых, и не на десятилетия, как у рыб, а на несколько десятков тысяч лет. Следовательно, если фено-геном современного бурого медведя и предка белого медведя относятся к одному и тому же элементарному типу, то такое экологическое формообразо-

вание потенциально воспроизводимо и в современную эпоху. В таком случае белый медведь возможно должен рассматриваться не как вид, а как экологическая раса. Экологически обусловленное видообразование, как уже указывалось выше, системно аналогично становлению внутривидовых экологических рас. Оно также как и экологическое расообразование происходит в ответ на внешний стресс, и жестко предопределено системно разрешенными трансформационными возможностями родительского фено-генома. Различия между экологическим расо- и видообразованием заключается в следующем. Экологические расы сосуществуют параллельно с породившим их видом и поэтому, в силу жесткой канализованности подобного формообразования, многократно воспроизводимы. Экологически обусловленное видообразование, несмотря на высокие темпы, происходит в масштабах исторического времени, в течение которого предковый вид либо исчезает, либо трансформируется. Таким образом, любой вид, достигший системно устойчивого состояния, исторически уникален, то есть, в отличие от экологических рас, не воспроизводим во временном континууме более одного раза. Результатом видообразования, в значительной степени обусловленного перестройкой фено-геномных отношений, становятся морфо-экологически хорошо дифференцированные формы с ослабленной или вовсе отсутствующей постзиготической репродуктивной изоляцией. Репродуктивная изоляция между такими видами в значительной степени, а иногда полностью осуществляется на прекопуляционном уровне за счёт взаимного распознавания и распределения по разным экологическим нишам. Вторую составляющую межвидовой дивергенции мы условно называем «генетической», которую, в широком смысле, можно рассматривать как информационную. Последняя проявляется в информационной несовместимости неконспецифических геномов применительно к межвидовой гибридизации. Именно с генетической составляющей межвидовой дивергенции связаны все формы посткопуляционной репродуктивной изоляции, начиная с повышенной эмбриональной смертности и нежизнеспособности гибридов до их частичной или полной стерильности. Генетическая составляющая межвидовой дивергенции, в отличие от фено-геномной, не направлена на сохранение системной устойчивости эволюционирующего

объекта. Она вообще ни на что не направлена, а подчиняется закону, согласно которому достаточно длительная изоляция частей ранее единого информационного пула приводит к становлению несовместимости знакового оформления содержащейся в них информации. В результате возникает некоторый аналог языкового барьера, препятствующего слиянию культур, которые, помимо языка, зачастую мало, чем отличаются. Видообразование, в значительной степени обусловленное генетической составляющей дивергенции, осуществляется в результате аллопатрии в очень сходных, а зачастую в практически идентичных условиях. При этом, дивергенция аллопатрических форм по составу генома происходит при сохранении практически неизменного характера фено-геномных отношений, с которым и связано устойчивое морфо-экологическое сходство «продуктов» такого видообразования. Может сложиться впечатление, что становление видов, обусловленное связанной с аллопатрией генетической составляющей дивергенции, служит классическим примером градуального формообразования. Тем не менее, мы считаем, что это не так. Накопление отличий по составу генома идёт, конечно, постепенно. Однако в определённый момент происходит резкий, но часто внешне незаметный переход количества в качество, в результате которого генетические различия между формами становятся достаточными для того, чтобы препятствовать слиянию их генофондов. Такие формы ещё способны достаточно свободно скрещиваться с образованием фертильных гибридов обоих полов. При возникновении вторичных контактов их ареалов может возникать пограничная зона массовой гибридизации. В данном случае, задача практического систематика заключается в том, чтобы выяснить, распространяется ли поток генов между данными формами за пределы генетически маркированной гибридной зоны, а если не распространяется, то по какой причине. Особого внимания заслуживает так называемое «хромосомное видообразование» (Воронцов 1999). В соответствии с его механистической моделью, в результате спонтанных хромосомных перестроек, происходящих в изолированных микропуляциях, возникают разнохромосомные формы, у гибридов которых, ввиду несбалансированности кариотипа, нарушен мейоз. Однако впоследствии оказалось, что в целом ряде случаев гибриды разнохромо-

сомных форм имеют совершенно нормальный мейоз и, соответственно, фертильны. В связи с этим была выдвинута гипотеза, согласно которой нарушение мейоза и стерильность гибридов гетерозиготных по хромосомным перестройкам робертсоновского типа обусловлена неким генетическим фактором (Borodin, 2003). В свою очередь, мы предполагаем, что этот фактор есть ничто иное как генетическая составляющая дивергенции, достигшая видового уровня. Если генетическая составляющая дивергенции робертсоновских хромосомных форм не достигает видового уровня, мейоз их гибридов идёт нормально в обход всех препятствий, связанных с несбалансированным кариотипом. Однако, когда дивергенция разнохромосомных форм по составу генома достигает некоего критического уровня, между ними возникает информационно-генетический барьер, в результате которого происходит дезинтеграция мейоза у их гибридов. Таким образом, стерильность гибридов, по крайней мере робертсоновских разнохромосомных форм, судя по всему, связана с генетической составляющей дивергенции. Совершенно очевидно, что дивергенция, ведущая к видообразованию, чаще всего обусловлена обеими вышеуказанными составляющими, представленными в разных соотношениях в каждом конкретном случае. Кроме того, системные последствия даже самого незначительного изменения состава генома могут кардинально трансформировать фено-геномные отношения. Следовательно, фено-геномная составляющая межвидовой дивергенции может быть в разной степени зависимой от генетической.

Хотелось бы также, с точки зрения видового аспекта системной концепции формообразования обратить особое внимание на те случаи, когда операциональное тестирование таксономических границ вида не представляется возможным. Одним из давно известных тому примеров могут служить вышеупомянутые аллопатрические формы, способные к воспроизводству фертильных гибридов. Мы не можем знать, как повели бы себя по отношению друг к другу эти элементы биоразнообразия при пространственном контакте в природе. Однако, в любом случае, их генофонды на глобальном уровне оказались бы либо информационно совместимыми и тогда, даже при нормальной популяционной структуре каждой из соответствующих форм, потенциально способ-

ными на полное слияние – либо нет. Никакого промежуточного варианта быть не может. Ещё более сложную ситуацию представляют формы, лишённые полового процесса и связанного с ним потока генов. Тогда, из арсенала критериев вида выпадает репродуктивная изоляция. Это именно тот, наиболее типичный случай, применительно к которому принято говорить об отсутствии объективной таксономической границы вида. Тем не менее, с позиций системной концепции формообразования, видовая дискретность действительна и для апомиктических элементов биоразнообразия. Не будем рассматривать те варианты, когда клонирующиеся, партеногенетические, самооплодотворяющиеся и другие апомиктические формы имеют четкие морфо-экологические отличия. Тут всё просто. Впечатление об отсутствии объективной видовой дискретности апомиктических форм складывается при их слабой морфо-экологической дифференциации. Однако, если их дивергенция, независимо от степени морфоэкологического сходства, достигла видового уровня, они должны дискретно отличаться друг от друга по набору системно разрешённых формообразующих реакций.

ВЕТВЛЕНИЕ ГЕНЕАЛОГИЧЕСКИХ ЛИНИЙ И «КАНАЛОВ» ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Из вышеизложенных положений системного подхода к формообразованию следует, что дерево, отображающее филогенетические отношения в пределах группы видов общего происхождения, включает в себя два паттерна ветвления – генеалогический и эволюционный. Первый отображает отношения кровного родства в прямом смысле этого слова, а второй последовательность актов видообразования. Ветвление дерева, отображающее последовательность актов видообразования, в значительной степени сопряжено с ветвлением генеалогических линий. С системных позиций это вполне понятно, поскольку «открытость пути» для параллельного формообразования на гомологической основе напрямую зависит от сходства фено-геномов предковых групп, которое, в свою очередь, непосредственно связано с их кровным родством. Вместе с тем, в рамках системного мышления, становятся понятными причины не настолько уж редких несоответствий между ветвлением генеалогических линий и каналов видообразования. Так системная концепция фор-

мообразования вполне допускает ситуацию, когда в однонаправленный процесс видообразования на гомологической основе может быть вовлечена целая совокупность изолированных популяций предкового вида. Подобная ситуация представляется наиболее вероятной для экологического видообразования. Конспецифические популяции, охваченные целостным однонаправленным процессом видообразования, находятся в генеалогических отношениях, которые фиксируются определенными генетическими маркерами. Эти маркеры по линиям кровного родства передаются виду-потомку. В конечном счете, может случиться так, что генеалогически далекие внутривидовые популяции будут в силу внешних причин направлены в один и тот же канал формообразования системно разрешенный видовым фено-геномом. Именно этим на наш взгляд могут объясняться случаи, когда некоторые явно внутривидовые формы разобщены по отдельным молекулярно-генетическим маркерам генеалогическими дистанциями межвидового порядка. В рамках такого подхода также допустима и противоположная ситуация, а именно возможность тесного кровного родства между популяциями предкового вида, которые в силу внешних причин оказались в разных системно разрешенных каналах исторического развития. Это, в конечном счете, может привести к тому, что молекулярно-генетические маркеры будут свидетельствовать о более тесном кровном родстве между некоторыми отдельными неконспецифическими популяциями двух близких видов, чем между конспецифическими популяциями каждого из них.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемая системная концепция формообразования настолько преформирована всей предшествующей историей вопроса и его современным состоянием, что практически не является продуктом научного творчества авторов настоящей статьи. Она представляет собой очередное обсуждение передовых достижений эволюционизма, в значительной степени сфокусированное на проблеме вида и видообразования. В настоящее время происходит смена эволюционной парадигмы. Новая, так называемая эпигенетическая теория эволюции, которую мы называем системной, ещё не устоялась. Нынешняя неустойчивость новой

системы взглядов на природу формообразования, а также на связанную с ней проблему таксономической интерпретации элементов биоразнообразия и объективной реальности таксонов служит причиной явно избыточного числа публикаций на эту тему. На первый взгляд подобная избыточность может показаться контрпродуктивной. На самом деле, на современном этапе исторического развития эволюционизма она столь же неизбежна, как макрополиморфное состояние ароморфного уровня организации на стадии становления. В пределах этого канализованного разнообразия идей некоторые окажутся бесперспективными, другие – для чего-то очень полезными и, одновременно, препятствующими дальнейшему прогрессу науки, а третьи – настолько опережающими своё время, что останутся незамеченными и будут надолго забыты. Такой прогноз следует из анализа истории эволюционизма. Складывается впечатление, что эволюция жизни и историческое развитие эволюционных представлений в какой-то мере аналогичны.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантом РФФИ 09-04-00851-а и программой «Биоразнообразия».

ВЫВОДЫ

1. Биоразнообразия представлено совокупностью *дискретно разнокачественных* форм жизни, *устойчивых* в соответствующих им условиях внешней среды.

2. Любая формообразующая реакция живого объекта есть целостная самоорганизация его системно устойчивого состояния в определённом диапазоне внешних условий, канализованная на основе синергетического принципа «взаимообусловленности всего».

3. Устойчивость объекта формообразования, как целого, то есть его системная устойчивость, имеет структурную и адаптивную составляющую. Первая определяется устойчивостью структуры объекта на организменном уровне, тогда как вторая включает в себя функциональное обеспечение системной устойчивости соответствующих организмов и ценотическую комплементарность их популяций.

4. Со структурной и адаптивной составляющими системной устойчивости объекта эволюции связаны одноимённые векторы его целостных си-

стемно разрешённых формообразующих реакций. Первый направлен на автогенетический поиск устойчивой структуры эволюционирующей формы жизни, а второй – на самоорганизацию функционального обеспечения системной устойчивости соответствующих организмов и ценотической комплементарности их популяций.

5. Результаты взаимодействия структурного и адаптивного векторов формообразования, аналогичны продукту творческого процесса.

6. Геном и фенотип – это составляющие живой системы организменного уровня, связанные (эпигенетическими) отношениями взаимообусловленности; с позиции системной концепции формообразования организм следует рассматривать как фенотип-геном, а любой естественный таксон – как фенотип-геном определённого типа.

7. Виды – есть элементарные, дискретные и исторически уникальные варианты устойчивых фенотип-геномов, классифицируемых по принципу существенного сходства.

8. Видовой фенотип-геном канализует набор определённых дискретных устойчивых состояний и системно разрешённых формообразующих реакций, соответствующих разным условиям окружающей среды, включающим её абиотическую и биотическую составляющую.

9. Можно выделить фенотип-геномную (эпигенетическую) и генетическую составляющую межвидовой дивергенции и, соответственно, видообразования. Первая определяется становлением межвидовых системных различий по характеру фенотип-геномных отношений, а вторая – накоплением отличий по составу генома.

10. Таксономические границы вида объективно реальны в пространстве и во времени, тогда как универсальный операциональный критерий для их распознавания отсутствует.

11. Из системной концепции формообразования со всей очевидностью следует свобода систематики в выборе тех или иных подходов к установлению таксономических границ вида, в зависимости от специфики конкретной группы.

ЛИТЕРАТУРА

- Балашов Ю.С. и Дайтер А.Б.** 1973. *Кровососущие членистоногие и риккетсии*. Издательство «Наука», Ленинград, 250 с.
- Берг Л.С.** 1922. *Номогенез, или эволюция на основе закономерностей*. Государственное издательство. «Петроград», 316 с.
- Васильев А.Г.** 2005. *Эпитенетические основы фенетики: на пути к популяционной меронимии*. – Академкнига, Екатеринбург, 639 с.
- Воронцов Н.Н.** 1982. *Низшие хомьякообразные (Cricetidae) мировой фауны Часть 1. Млекопитающие*. Фауна СССР, 3, вып. 6. Издательство «Наука», Ленинград, 451 с.
- Воронцов Н.Н.** 1999. *Развитие эволюционных идей в биологии*. Издательство «Прогресс-Традиция», Москва, 639 с.
- Грант В.** 1991. *Эволюционный процесс*. Издательство «Мир», Санкт-Петербург, 488 с.
- Инге-Вечтомов С.Г.** 2004. Блочный принцип в теории эволюции. Перспективы и парадоксы С. 74–87 в кн: А.Ф. Алимов, С.Д. Степаньянц (ред.). *Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы*. Издательство КМК, Москва – Санкт-Петербург.
- Исаева В.В.** 2005. *Синергетика для биологов. Вводный курс*. Издательство «Наука». Москва, 157 с.
- Кашкаров Д.Н.** 1939. Адаптивна ли эволюция. *Зоологический журнал*, 18(4): 612–630.
- Ковалёв О.В.** 2007. Фазовые переходы в биологических системах как эволюционный фактор С. 21–49 в кн: О.В. Ковалев и С.Г. Жилин (ред.). *Фазовые переходы в биологических системах и эволюция биоразнообразия*. Издательство ЗИН РАН, Санкт-Петербург.
- Колчинский Э.И.** 2006. *Эрнст Майр и современный эволюционный синтез*. Издательство КМК. Москва, 147 с.
- Красилов В.А.** 2006. Палеонтология и парадигмы современного естествознания С. 7–19 в кн: С.В. Рожнов (ред.). *Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова*. Издательство КМК. Москва.
- Крюков А.П.** 2003. Современные концепции вида и роль российских биологов в их разработке С. 31–39. в кн: А.П. Крюков и Л.В. Якименко (ред.). *Проблемы эволюции*. Т. 5, Издательство «Дальнаука», Владивосток.
- Левченко В.Ф.** 2004. *Эволюция биосферы до и после появления человека*. Издательство «Наука». Санкт-Петербург, 166 с.
- Лукин Е.И.** 2005. О причинах замены в процессе органической эволюции ненаследственных изменений наследственными (с точки зрения естественного отбора) С. 19–33 в кн. Я.М. Галл, Э.И. Колчинский (Ред.). *Эволюционная теория: история и теория. Выпуск 3*. Издательство «Нестор-История». Санкт-Петербург.
- Майр Э.** 1974. *Популяции, виды и эволюция*. Издательство «Мир». Москва, 460 с.

- Махров А.А.** 2005. «Диалектическое» видообразование: от кумжи (*Salmo trutta* L.) к атлантическому лососю (*S. salar* L.) С. 248–256 в кн.: Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова. (ред.). *Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира*. Издательство КМК. Москва.
- Маликов В.Г. и Мейер М.Н.** 1990. Особенности размножения и постнатального онтогенеза горных и равнинных видов полёвок С. 23–33 в кн.: П.П. Стрелков (ред.). *Фауна, систематика и эволюция млекопитающих. Труды Зоологического института АН СССР*. 225.
- Наумов Н.П.** 1973. Сигнальные биологические поля и их значение для животных. *Журнал общей биологии*. 34(6): 808–817.
- Покровский А.В. и Большаков В.Н.** 1979. *Экспериментальная экология полевков*. – Издательство «Наука», Москва, 147 с.
- Павлинов И.Я.** 2007. MSW-3 как «зеркало» современного состояния проблемы вида у млекопитающих. Териофауна России и сопредельных территорий: Матер. VIII съезда Териологического об-ва (31 января – 2 февраля 2007, Москва). Издательство КМК, Москва, С. 365.
- Рожнов С.В.** 2006. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие С. 134–146 в кн.: С.В. Рожнов (ред.). *Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова*. Издательство КМК, Москва.
- Симпсон Д.Г.** 1948. *Темпы и формы эволюции*. Издательство «Иностранная литература». Москва, 358 с.
- Соколов В.Е.** 1973. *Систематика млекопитающих*. Издательство «Высшая школа», Москва, 430 с.
- Тарантул В.З.** 2003. *Геном человека*. Издательство КМК, Москва, 389 с.
- Тахтаджян А.Л.** 1971. Тектология: история и проблемы. *Системные исследования*. Ежегодник. Издательство «Наука», Москва: 200–279.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н. и Яблоков А.В.** 1977. *Краткий очерк теории эволюции*. Издательство «Наука», Москва, 301 с.
- Уоддингтон К.Х.** 1947. *Организаторы и гены*. Иностранная литература, Москва, 240 с.
- Уоддингтон К.Х.** 1970. Основные биологические концепции С. 108–115 в кн.: Б.Л. Астауров (ред.). *На пути к теоретической биологии*. Издательство «Мир», Москва.
- Хлебович В.В. и Дегтярев А.В.** 2003. Механизмы образования оборонительных морф у *Euplotes aediculatus* (Ciliata, Нупотрихиды). *Доклады Академии наук*, 392: 571–573.
- Хлебович В.В. и Дегтярев А.В.** 2004. Механизм образования оборонительных морф у *Daphnia pulex* (Cladocera, Daphniida). *Доклады Академии наук*, 404: 139–141.
- Хлебович В.В. и Дегтярев А.В.** 2005. Механизмы образования оборонительных морф у *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae, Scenedesmaceae). *Доклады Академии наук*, 504: 715–717.
- Чайковский Ю.В.** 2006. *Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции* Издательство КМК., Москва, 712 с.
- Шишкин М.А.** 1988. Эволюция как эпигенетический процесс С. 142–168 в кн.: В.В. Меннер и В.П. Макридин. (ред.) *Общие закономерности эволюции органического мира. Современная палеонтология*. Т. 2. Издательство «Недра», Москва.
- Шмальгаузен И.И.** 1938. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии*. Издательство АН СССР, Москва – Ленинград, 144 с.
- Щипанов Н.А.** 2001. *Экологические основы управления численностью мелких млекопитающих. Избранные лекции*, Москва, 182 с.
- Blomberg S.P. and Garland T.** 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolution Biology*. 15: 899–910.
- Callery H.** 1951. Development of the *os genitale* in the golden hamsters *Mesocricetus (Cricetus) auratus*. *Journal of mammology*. 32(2): 204–207.
- Borodin P.M.** 2003. Chromosome versus genic mechanisms of Hybrid sterility P. 54–61 in: A.P. Kryukov and L.V. Yakimenko (eds.) *Problems of evolution*. Vol. 5. Издательство «Дальнаука». Владивосток.
- Ellerman J.R. and Morrison-Scott T.S.** 1951. *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals, 1758 to 1946*. British Museum (Natural History). London, 810 p.
- Frank F.** 1959. Zur verwandtschaftlichen Stellung von *Microtus pennsylvanicus* (Ord.) und *Microtus agrestis* (L.). *Zeitschrift für Säugetierkunde*. 24(1–2): 91–93.
- Gerald F. Sh., Deborah A., Gerald G., Martine L., Jacy P., Malcolm R., Charles Sch., Kimberly T. and Scott W.** 2000. Phylogeography of Mitochondrial DNA Variation in Brown Bears and Polar Bears. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 15(2): 319–326.
- Golenishchev F.N., Malikov V.G., Vaziri A. Sh., Morowati M., Bulatova N.Sh., Sablina O.V. and Polyakov A.V.** 2000. Some preliminary data on taxonomy of the subgenus *Sumeriomys* (Rodentia, Arvicolinae) С. 36–38. в кн.: А.К. Агаджанян и В.Н. Орлов (ред.). *Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных*. Москва.
- Golenishchev F.N., Sablina O.V., Borodin P.M. and Gerasimov S.** 2002. Taxonomy of voles of the subgenus *Sumeriomys* Argyropulo, 1933 (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*). *Russian Journal of Theriology*, 1(1): 43–55.
- Golenishchev F.N. and Malikov V.G.** 2006. The «developmental conduit» of the tribe Microtini (Rodentia, Arvicolinae): Systematic and evolutionary aspects. *Russian Journal of Theriology*, 5(1): 19–26.

- Gould S.J. and Eldredge N.** 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Palaeobiology*. **3**: 115–151.
- Grafodatsky A.S., Sablina O.V., Meyer M.N., Malikov V.G., Isakova E.A., Trifonov V.A., Polyakov A.V., Lushnikova T.P., Vorobieva N.V., Serdyakova N.A., Perelman P.L., Borodin P.M., Bemda P., Frinta D., Leikepova L., Munclinger P., Pialek J., Sadlova J. and Zima J.** 2000. Comparative cytogenetics of hamsters of the genus *Calomyscus*. *Cytogenetics and Cell Genetics*, **88**: 296–304.
- Hall B.K.** 2003. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. *Biological Reviews*. **78**(3): 409–433.
- Irwin D.E.** 2002. Phylogeographic Breaks without Barriers to Gene Flow. *Evolution*. **56**(12): 2383–2394.
- Kovalev O.V.** 2004. The solitary population wave, a physical phenomenon accompanying the introduction of chrysolimid P. 591–601 in: P. Jolivet, J.A. Santiago-Blay and M. Schmitt (eds.). *New Developments in the Biology of Chrysolimidae*. The Hague. The Netherlands.
- Lankaster E.R.** 1870. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. *Annals and Magazine of Natural History*. **6**(31): 34–43.
- Malikov V.G., Zakirova V.P. and Golenishchev F.N.** 2006. The calcification in the «trident» of baculum in the light of the interactions between the adaptive and the structural vectors in evolution. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. **310**: 115–124.
- Martin R.A. and Tesakov A.** 1998. Introductory remarks: Does *Allophaiomys* exist? *Paludicola*. **2**(1): 1–7.
- Mayr E.** 1954. Change of genetic environment and evolution P. 157–180 in: J. Huxley, A.C. Hardy and E.B. Ford (eds). *Evolution as process*.
- Murakami R. and Mizuno T.** 1984. Histogenesis of the *os penis* and *os clitoridis* in rats. *Development, Growth and Differentiation*. **26**(5): 419–426.
- Musser G.G., and Carleton M.D.** 2005. Superfamily Muroidea. Vol. 2. P. 894–1531 in: D.E. Wilson and D.M. Reeder (eds.). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. Third edition. Baltimore.
- Orr M.R. and Smith T.B.** 1998. Ecology and speciation. *Tree*. **13**: 502–505.
- Polyakov A.V., Zima J., Searle J.B., Borodin P.M. and Ladygina T.** 2000. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in the Ural Mts: a link between Siberia and Scandinavia? *Acta Theriologica*. **45**(1): 19–26.
- Talbot S.L. and Shields G.F.** 1996. Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and paraphyly within the Ursidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **5**(3): 477–494.
- Wildman D., Uddin M., Liu G., Grossman L. and Goodman M.** 2003. Implications of natural selection in shaping 99.4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: enlarging genus *Homo*. *Proceedings of the National Academy. Sciences of USA*. **100**(12): 7181–7188.
- Wilkins A.S.** 2007. Between «design» and «bricolage»: Genetic networks, levels of selection, and adaptive evolution. *Bio Essays*. **104**(1): 8590–8596.