

Развитие эпигенетической (холистической) теории эволюции в публикациях А.П.Расницына, А.С.Раутиана, К.Е.Михайлова, Д.Л.Гродницкого и А.Г.Васильева

А.А.Поздняков

Александр Александрович Поздняков. Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе, д. 11, Новосибирск, 630091, Россия. E-mail: pozdnyakov61@gmail.com

Поступила в редакцию 24 октября 2023

Любые научные теории развиваются, совершенствуя свой понятийный аппарат, в том числе, и эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ). Основная тенденция такого развития – это расширение понятийного аппарата и, соответственно, расширение области приложения теории. Так, М.А.Шишкин разрабатывал главным образом теорию эволюции онтогенеза. Его последователи уделяли внимание другим проблемам, которые должны получить разрешение в контексте ЭТЭ.

Представления А.П.Расницына

А.П.Расницыным предложены две концепции, связанные друг с другом и направленные на объяснение ряда эволюционных явлений.

Инадаптация и эвадаптация. Первый термин был введён В.О.Ковалевским (цит. по изд. 1960). Под *инадаптацией* он понимал одностороннее (простое) изменение анатомической структуры, не сопровождающееся изменением других структур, связанных с ней. В.О.Ковалевский противопоставлял инадаптацию сложным, многосторонним, гармоничным изменениям анатомической структуры. Таким образом, инадаптация и адаптация (эвадаптация) демонстрируют разные способы преобразования *одной и той структуры* (сложного признака). Соответственно, ин- и эвадаптивные изменения характеризуют *разные группы*, но существовать как те, так и другие могут миллионы лет, то есть стадия стазиса присуща как эв-, так и инадаптивной группе. Однако опознать инадаптивную группу можно только *post factum*, когда она вымирает и замещается другой родственной группой, считающейся эвадаптивной, то есть инадаптивный характер изменения определяется лишь *в сравнении*.

Термин *инадаптация* А.П.Расницын (1986; цит. по: Расницын 2005) использовал в ином смысле. Так, он считал, что ин- и эвадаптивные преобразования относятся к эволюции *одной и той же* группы, но к разным её фазам. По его представлению, эволюция группы включает инадаптивную фазу, эвадаптивную фазу и стазис. Также ин- и эвадаптивные преобразования затрагивают *разные структуры*.

Гипотеза функционального (адаптивного) компромисса. Сам А.П.Расницын эту гипотезу сформулировал как *гипотезу адаптивного компромисса*, однако в действительности речь идёт именно о *функциональном компромиссе*: «сложная организация живого существа представляет собой тонко сбалансированный компромисс между противоречивыми требованиями оптимизации различных структур и *функций*. Понятно, что млекопитающее не может одновременно бегать как газель и плавать как дельфин – либо то, либо другое, либо немного бегать и немного плавать, как выдра. И так по всем многочисленным адаптивным *функциям*. Не удивительно, что в сложной, пронизанной корреляциями и взаимодействиями системе трудно улучшить какой-нибудь параметр, не задев другие и не повредив общей жизнеспособности»* (Расницын 2005, с. 23).

Такая хорошо сбалансированная организация полагается очень устойчивой, которую очень трудно перестроить[†]. Но утверждается, что перестройка организации возможна при определённых условиях, например при пониженных конкурентных отношениях, характерных для островных биоценозов (Шварц 1980). В таких условиях, как считается, низкая конкуренция обуславливает возможность односторонней специализации, протекающей с высокой скоростью и приводящей к образованию многих форм невысокого таксономического ранга, но морфологически сильно различающихся. В материковых биоценозах новые группы организмов появляются вскоре после вымирания доминирующих таксонов, то есть в условиях существования аналогичных островным. Другой случай – это занятие свободной экологической лицензии, что легко демонстрируется в экспериментальных условиях (Шапошников 1965, 1978).

Надо сказать, что явление широкой диверсификации групп после предшествующего массового вымирания или после вселения на острова или в крупные водоёмы хорошо документировано.

В таких условиях перестройка организации, по мнению А.П.Расницына (1987), носит односторонний характер, то есть она является *инадаптивной*. Этот способ перестройки объясняется ссылкой на теорию систем: считается, что система одновременно не может быть оптимизирована более чем по одному параметру. Полагается, что дальнейшая эволюция организации должна включать эвадаптивную фазу и последующий стазис. Таким образом, как полагал А.П.Расницын, гипотеза функционального компромисса очень хорошо объясняет дискретность таксономических групп и неравномерность эволюционного процесса, включающего три фазы: инадаптацию, эвадаптацию и стазис.

* Курсив мой.

[†] Это утверждение А.П.Расницын (2020, с. 72) считает одним из легко *проверяемых* следствий из метафоры функционального компромисса. Только вот нет никаких способов *измерить* сбалансированность организации. А без этого нет смысла говорить о *проверке* следствия.

Второе очень интересное явление, подмеченное многими исследователями, – это обратная зависимость между скоростью преобразований и скоростью смены поколений, хотя в соответствии с постулатами СТЭ такая зависимость должна быть прямой. Это явление пытались объяснить в контексте разных представлений.

Сам А.П.Расницын (1987) предлагает следующее объяснение: функциональный компромисс тормозит эволюционные преобразования, а в условиях плотно заполненного биоценоза, по его мнению, существует жёсткая конкуренция между особями, что обеспечивает стазис.

С этой точки зрения, по представлению А.П.Расницына (1987, с. 57), именно мягкие условия* провоцируют эволюцию: «Похоже, что ужесточения условий на таком уровне вообще не бывает, а эволюционное значение имеет попадание популяции в необычные условия, в которых исчезает адаптивное преимущество онтогенетической нормы перед аберрациями развития и становится возможным инадаптивное преобразование существующей организации».

Полагается, что возникающие инадаптивные варианты в мягких условиях выживают, но при заполнении биоценотических лицензий большая часть таких форм вымирает.

Таким образом, считается, что в мягких условиях существования вскрывается модификационный резерв, хотя, по мнению М.А.Шишкина (1981), такое вскрытие модификационного резерва возможно в нетипичных (надо полагать, – в «немягких») условиях существования. Поскольку факты можно подобрать в пользу обеих версий, то вполне можно сделать вывод, что изменение условий существования (смягчение или ужесточение) не является существенным условием для запуска эволюционных изменений.

В пользу этого вывода приведу ещё одно суждение: «Смягчение условий само по себе означает лишь повышение выживаемости и, следовательно, рост популяции, который за считанное число поколений должен привести к насыщению экологического пространства и восстановлению нормальных для особи и популяции условий, включая нормальную (равновесную с плодовитостью) смертность. Изменение характеристик популяции в результате колебаний её плотности («волн жизни»), как известно, происходит, но проявляется лишь в изменениях концентрации аллелей в рамках нормальной внутривидовой изменчивости. Тот факт, что колебание плотности популяции представляет собой самое заурядное явление и тем не менее случаев порождённого им необратимого эволюционного изменения до сих пор не описано, и служит основанием для вывода о несущественности этого явления для эволюции» (Расницын 1987, с. 57).

* Опыты Г.Х.Шапошникова (1961, 1965) А.П.Расницын (1987) почему-то считает жёсткими, хотя сам отмечает, что в опытах в каждом поколении происходил десятикратный прирост популяции.

Пытаясь решить эту проблему, А.П.Расницын (2002) полагает, что перестройке организации способствуют смягчение одних условий и ужесточение других. Например, в опытах Г.Х.Шапошникова была обеспечена защита тлей от неблагоприятных внешних факторов, но их приучали питаться на малоподходящем растении. Следствием таких условий обитания является дестабилизация организации.

Исходя из теоретических представлений, А.П.Расницын (1987) полагает, что более сложная организация будет сбалансирована по большему количеству функций и тогда эволюция сложных форм должна быть чрезвычайно затруднена. Однако эмпирические данные говорят о противоположной тенденции – более высокой скоростью эволюции характеризуются группы, включающие сложно устроенные организмы.

В качестве возможного решения обнаруженного противоречия между теорией и эмпирией А.П.Расницын предлагает следующее. Концепция функционального компромисса говорит об уменьшении частоты появления адаптивных изменений сложных форм, но, возможно, скорость эволюции определяется в первую очередь не этим фактором, а величиной единичных изменений и их направленностью: «при ненаправленном, хаотическом характере внешних изменений, благоприятствующем броуновской эволюции, случайный возврат условий в состояние, близкое к существовавшему ранее, будет воспринят как таковой лишь организмами, которые за время, разделяющее эти сходные условия, изменились поверхностно, неглубоко. При более глубоком, целостном преобразовании организации возврат к объективно прежней ситуации изменённая система субъективно воспримет как совершенно новую ситуацию, требующую соответствующих, то есть новых, адаптаций. В результате эволюция высших форм жизни будет включать меньший броуновский компонент по сравнению с низшими, что должно увеличивать эффект суммы последовательных изменений за длительное время» (Расницын 1987, с. 59).

Это утверждение основывается на традиционном (начиная с Ч.Дарвина) представлении о *случайности* эволюционных изменений. Однако опыты Г.Х.Шапошникова свидетельствуют, что в новых условиях преимущество получает не случайный фенотип, а фенотип, сходный с фенотипом тлей, естественно живущих в таких условиях. Поэтому суждение А.П.Расницына, основанное на случайности изменений, представляется необоснованным.

Другая его объяснительная версия основывается на предположении, что у высокоорганизованных существ снижена устойчивость к *неблагоприятным* воздействиям. Так, А.П.Расницын исходит из того, что популяционная устойчивость существует в определённых пределах. Нижний предел определяется плотностью популяции, и при снижении плотности ниже некоего уровня популяция вымирает. Верхний предел опре-

деляется ограниченностью лимитирующего ресурса, и он имеет гораздо большее значение, поскольку энергозатраты особи зависят от высоты её организации.

В этой версии полагается, что по мере повышения организации устойчивость снижается к *неблагоприятным* воздействиям. Однако им также указывается, что перестройка организации происходит в очень *благоприятных* условиях, поэтому возникает вопрос: а что, собственно, Расницын пытается объяснить?

Следует отметить один момент. Условия и механизм перестройки организации иллюстрируются А.П.Расницыным (1987, 2002) на примере животных. Тогда как у растений выявляется противоположная картина. Так, С.В.Мейеном (1987) описано явление, которое он назвал фитоспредингом. Оказывается, что новые таксоны растений высокого ранга возникают в экваториальной зоне, при благоприятных климатических условиях проникают в более высокие широты, в которых натурализуются с минимальными изменениями. Получается, что теории преобразования организации животных и растений должны строиться на разных основаниях, то есть эпигенетическая теория эволюции не может рассматриваться в качестве универсального объясняющего принципа.

Исходя из своих представлений, А.П.Расницын (2002) прогнозирует, что в условиях биоценотического кризиса, обусловленного оледенением или падением астероида, виды окажутся в неполных сообществах с ослабленными конкурентными отношениями. Такие условия должны будут спровоцировать инадаптивную фазу эволюции, а по мере заполнения сообщества большая часть форм вымрет, причём «чем больше доля неудачников, тем больше шансов у тех, кто сумел продержаться чуть дольше их, и тем дольше будет процесс восстановления былого уровня разнообразия» (Расницын 2002, с. 20).

Вот только приводимый им в качестве иллюстрации пример с позднепермским вымиранием и последующим восстановлением разнообразия к середине триаса, то есть через два с половиной десятка миллионов лет, совершенно не вяжется с опытными данными, свидетельствующими в пользу окончания перестройки через несколько десятков поколений. Так что никак невозможно согласиться с оптимистичным заключением, что «эпигенетическая теория эволюции находится в хорошем согласии не только с результатами наблюдений и экспериментов в области осуществления и преобразования онтогенеза, но и с палеонтологическими данными по эволюции организмов» (Расницын 2008, с. 30).

Как и М.А.Шишкин, А.П.Расницын считает, что главным различием между эволюционными теориями (селектогенезом, ламаркизмом, номогенезом) является их объяснение целесообразности. В его трактовке «Целесообразной (приспособительной, адаптивной) называют структуру (в том числе систему действий), которая выглядит, по крайней мере

внешне, как созданная специально для выполнения определённой, в некотором контексте полезной функции. Поэтому объяснение происхождения целесообразности предполагает учёт этой будущей функции возникающей структуры (системы): в определённом смысле будущая функция формирует структуру» (Расницын 2008, с. 7).

По мнению А.П.Расницына, возможны два способа возникновения целесообразной структуры: путём прямого разумного целеполагания или путём отбора, то есть запоминанием и воспроизведением случайного удачного выбора.

Из сказанного вполне понятно, что представление о втором способе возникновения целесообразных структур основывается на предпосылке, что сначала каким-то образом, совершенно не связанным с функционированием (настоящим или будущим), возникает структура, функционирование которой в будущем оказывается целесообразным. Причём эта точка зрения распространяется и на онтогенез, в котором выделяют взрослую функционирующую стадию и предшествующие нефункционирующие стадии. Тогда, действительно, такое различие способов возникновения целесообразных структур является корректным.

Однако есть многочисленные данные, что органы функционируют, начиная с ранних стадий онтогенеза, соответственно, строение органов оказывается в зависимости от исполняемых ими функций. Таким образом, для возникновения целесообразной структуры достаточно исполнения ею функции в процессе её развития.

Надо также сказать, что полагаемая стабилизация организации никак не согласуется с наличным полиморфизмом: «в нормальных условиях внутривидовой полиморфизм не содержит эволюционно компетентных признаков. Проще говоря, ни один из вариантов фено- и генотипической организации, регулярно реализующихся в популяциях вида, в нормальных условиях не имеет эволюционно значимого преимущества перед другими вариантами. Все звери равны, и нет среди них более равных. Как же это может быть, если полиморфизм порой затрагивает, казалось бы, жизненно важные органы и структуры? Ответ, видимо, всё тот же: все имеющиеся варианты потому и имеются, что согласуются с наличной эпигенетической системой, т.е. не разрушают её стабильности, но они же и не способны создать новую стабильность» (Расницын 2008, с. 18).

Если это так и есть на самом деле, как это пытается объяснить Расницын, то тогда придётся признать, что нет строгой связи между конкретным вариантом и условиями обитания. Получается, что эволюция не представляет собой адаптациогенез.

Поддерживаемое сторонниками ЭТЭ представление, что бурная диверсификация форм становится возможной в условиях низких конкурентных отношений, наступающих вследствие обеднения сообщества из-

за вымирания, подвергается сомнению в связи с новой интерпретацией пермского кризиса, опирающейся на изменение разнообразия насекомых. В соответствии с новой интерпретацией утверждается, что кризис не был вымиранием, поскольку темпы вымирания насекомых были низкими. Иллюзия вымирания сложилась вследствие существенного снижения темпов образования новых таксонов. Поэтому кризис разнообразия выразился вследствие торможения эволюции, которое обеспечивал функциональный компромисс (Расницын 2015).

Допустим, что функциональный компромисс тормозит эволюцию, но ведь тогда должен быть фактор, который эту эволюцию вызывает, иначе нечего было бы тормозить. Также какая-то причина должна вызывать вымирание. Иными словами, интерпретировать кризис разнообразия, зафиксированный в палеонтологической летописи, в терминах расхождения темпов вымирания и темпов таксонообразования возможно лишь в том случае, если предположить наличие независимых факторов, одни из которых ответственны за вымирание, а другие – за таксонообразование. Но если наличие таких факторов отрицать, то выражение «функциональный компромисс тормозит эволюцию» не имеет смысла.

Надо также отметить, что незначительную поддержку ЭТЭ со стороны учёных А.П.Расницын (2014) объясняет социальными и методологическими причинами. В качестве социальной причины он указывает на кризисные явления в современном обществе, причём не только в российском, когда у людей формируется нацеленность не на знание, а на успех. Однако гораздо важнее методологическая причина, заключающаяся в привлекательности физикалистской модели объяснения, выражающейся в простоте и понятности описания за счёт редукции причинных связей к линейному виду.



Итак, следует указать на основные несогласованности в представлениях А.П.Расницына. Во-первых, по его мнению, целостная организация живых существ хорошо сбалансирована и с трудом поддаётся изменению, поэтому эволюция происходит с трудом и нечасто, а результат её мало предсказуем, то есть случаен (Расницын 2002, 2008).

Однако палеонтологическая летопись свидетельствует, что начальные этапы филогенеза практически всех групп, хорошо изученных в данном отношении, характеризуются «взрывным» видообразованием, то есть в определённых условиях эволюция происходит легко и часто. Также опыты Г.Х.Шапошникова свидетельствуют, что изменение организации вполне предсказуемо.

Несмотря на признание организмов целостными объектами, редукционизм никак не изживается из ЭТЭ. Например, функция связывания морфогенезов в целостный, устойчивый и эквивинальный процесс онтогенеза возлагается на генетические механизмы, которые в нужном

месте и в нужное время переключают развитие органа на тот или иной креод (Расницын 2015, с. 105).

Однако, если признавать организм целостным объектом, то следовало бы сказать, что целостной фактор, активируя одни гены и дезактивируя другие, переключает развитие органа на необходимый в данных условиях путь (креод), то есть генетические механизмы не обеспечивают (являются причиной) целостность онтогенеза, а являются лишь средством для получения нужного результата.

В данном случае чувствуется непродуманность используемых понятий ЭТЭ в философском отношении. Так, «Все свойства организма взаимозависимы, каждое из них так или иначе контролируется отбором, что делает успешное изменение организации, мягко говоря, проблематичным» (Расницын 2015, с. 105). В данном предложении соединены взаимоисключающие суждения. Если каждое из свойств особи контролирует отбор, то между ними не может быть никакой взаимозависимости. А если свойства организма взаимозависимы, то отбор тут излишен. Это было понятно уже Н.Я.Данилевскому (1885).

Во-вторых, в контексте представлений А.П.Расницына непонятно, что запускает эволюционные изменения. Ссылка на *односторонность* изменения условий, их неблагоприятность по небольшому количеству параметров не спасает положения, поскольку изменение в одном направлении не может вызвать «взрывного» видообразования, когда возникают формы с изменениями *разнообразных* свойств.

В-третьих, имеется несоответствие между теорией и фактами. Так, согласно теории, эволюционные преобразования осуществляются в течение нескольких десятков поколений, поскольку «природа не терпит пустоты, а экологическое пространство особенно, и выжившие виды мгновенно заполняют пустоту» (Расницын 2020, с. 74), тогда как палеонтологические материалы свидетельствуют, что диверсификация новой группы занимает время, требующее числа поколений на 4-5 порядков больше.

В-четвёртых, стремлению вписать ЭТЭ в селекционистский контекст мешают некоторые моменты. Например, ссылка на то, что эволюционные изменения запускаются при ослабленной конкуренции, представляет собой указание на *неселективный механизм* эволюции. Точно так же утверждение, что функциональный компромисс является тормозом эволюционных преобразований, заставляет поставить вопрос о *внутренних факторах*, запускающих эволюцию.

Представления А.С.Раутиана

Как полагает А.С.Раутиан (1993), в понятии *генотип* скрываются два значения: 1) материальный носитель наследственной информации и 2) сама наследственная информация. Однако информация не есть самостоятельная сущность, так как её содержание раскрывается во взаимо-

действии носителя информации с получателем информации. Собственно, информация может быть записана на разных носителях и в разной форме (кодировке), а возможность её прочтения и применения зависит от свойств получателя.

Но если между носителем и получателем информации связь не случайная, а направленная (адресованная), то это означает, что содержание информации обусловлено потребностями её получателя. Точнее, получатель из всего информационного массива, содержащегося на носителе, усваивает лишь нужную ему информацию.

На основании предполагаемого существования адресной связи между генотипом и фенотипом А.С.Раутиан (1993) сформулировал совокупность тезисов, описывающих характер этой связи.

Во-первых, *«Содержание генотипа является не столько следствием его свойств как материального носителя наследственной информации, сколько следствием свойств фенотипа, которому он адресован»* (Раутиан 1993, с. 132).

Таким образом, фенотип как активный получатель (потребитель) информации на разных стадиях онтогенеза извлекает из генотипа различную информацию, но нужную ему в конкретный момент времени.

Во-вторых, *«Определённость содержания генотипа зависит не столько от устойчивости его элементов – генов, сколько от устойчивости (определённости свойств) исторически сложившегося, т.е. предварительно информированного, фенотипа адаптивной нормы на всех стадиях онтогенеза»* (Раутиан 1993, с. 132).

Этот тезис обосновывается тем, что адаптивная норма (дикий тип) осуществляется при значительном генотипическом разнообразии, которое вскрывается опытным путём, а также различными доводами в пользу регуляции онтогенеза и его эквивиальности.

Эти рассуждения основываются на предпосылке *устойчивости* адаптивной нормы по отношению к путям её осуществления. На этом основании делается предположение об *определённости содержания генотипа*. Однако, исходя из первого тезиса, это соотношение между генотипом и фенотипом можно (и следует) трактовать в контексте *избыточности* информации, предоставляемой генотипом. Поскольку фенотип извлекает из генотипа лишь небольшую часть нужной ему в данный момент времени информации, то определённость и объём информации, заключённой в *генотипе в целом*, оказывается *несущественной для функционирования фенотипа в данный момент времени и в процессе онтогенеза в целом*. Определяющим оказывается лишь *доступность* необходимой ему информации.

В-третьих, *«Генотип обладает вполне определённым содержанием только для уже (до известной степени независимо) унаследованного фенотипа от матери или предшествующей стадии онтогенеза»* (Рау-

тиан 1993, с. 135). Этот тезис поясняется тем, что на начальных стадиях развития, когда закладывается общий план строения, отсутствует трансляция генетической информации. Из него, по мнению А.С.Раутиана, вытекает следующий тезис.

В-четвёртых, *«Генотип как вся наследственная информация организма (Йогансен 1933, 1935; Ригер, Михаэлис 1967, с. 82, 152; Айала 1984) не может быть локализован в первичных структурах нуклеиновых кислот (что вытекает из пункта 3); он является аспектом фенотипа, а не его частью, и в этом смысле не представляет собой самостоятельной сущности»* (Раутиан 1993, с. 135). Этот тезис поясняется тем, что не существует ненаследственных изменений. Любое изменение имеет определённую предпосылку. Примеры «ненаследственных» изменений говорят лишь о неустойчивости их развития, и таким изменениям следует приписать низкую наследуемость.

С основной идеей этого тезиса – генотип совпадает с фенотипом – можно отчасти согласиться лишь в отношении прокариот. По отношению к многоклеточным организмам этот тезис не применим. Он основывается на предпосылке, что генотип представляет собой единственный источник информации для фенотипа. Однако генотип содержит информацию о структурных белках, энзимах и транскрипционных факторах; в нём нет никакой информации, касающейся организационных свойств. Следовало бы предположить существование иного источника информации, в частности, касающегося общего плана строения, а не отождествлять генотип с аспектом фенотипа.

В-пятых, *«Каждый элемент фенотипа, в том числе и генотип, по отношению к другим элементам фенотипа является получателем и в то же время носителем наследственной информации»* (Раутиан 1993, с. 136). В пользу этого утверждения приводятся онтогенетические корреляции и индуктивные взаимодействия между частями зародыша.

Действительно, такие связи и отношения можно трактовать с информационной точки зрения. Однако возникают вопросы: какого рода информация передаётся при таких взаимодействиях? Содержится ли в такой информации, например, план строения или его детали? Каков механизм кодировки и декодировки такой информации? Если на эти вопросы нет ответа, то корреляции и индукции вряд ли можно отнести к *информационным* связям.

В-шестых, *«Генотип как генетический код является специализированным, но далеко не единственным, “органом” хранения и передачи наследственной информации любого содержания»* (Раутиан 1993, с. 137). Если принять предыдущий тезис, что каждый элемент фенотипа, включая генотип, является носителем наследственной информации, то этот тезис избыточен. Если же обращать внимание на *передачу* наследственной информации, то следовало бы указать: какие ещё специализиро-

ванные и неспециализированные носители информации, передающие её в череде поколений, имеются в организме.

В-седьмых, «*Мы имеем все основания утверждать, что в природе нет двух абсолютно идентичных генотипов*» (Парамонов 1967, с. 10)» (Раутиан 1993 с. 137). Видимо, формулировка этого тезиса основана на опровержении посылки, что по наследству передаётся нечто неизменное. Или в нашем случае – неизменный носитель с записанной на нём информацией. Опровергается эта посылка тем, что даже спонтанный мутационный процесс вполне достаточен, чтобы отсутствовала возможность даже однократной передачи по наследству носителя с неизменённой информацией. Однако этот тезис оправдан в случае, если содержание информации *полностью* используется фенотипом. Тогда изменение информации сказывается на выражении фенотипа. Если же информация *содержательно избыточна*, то её незначительное изменение несущественно для функционирования фенотипа.

В-восьмых, «*Генотип – генетическая организация особи в одном или нескольких рассматриваемых локусах*» (Айала 1984, с. 204)» (Раутиан 1993, с. 138). Это операциональное определение генотипа, но оно применимо в отдельных случаях и совершенно не применимо, если оперировать понятием адаптивной нормы (Раутиан 1993).

В-девятых, «*Достаточно жёсткая связь отдельных знаков генетического кода (генов) с фенотипическими признаками является выражением устойчивости реакционной системы соответствующей адаптивной нормы* (Шмальгаузен 1940, 1968; А.С.Раутиан 1988), *на фоне которой мы наблюдаем единичные (элементарные) нарушения* (Раутиан, Раутиан 1985), а не наличия столь же жёсткой причинной зависимости признаков от конкретных генов» (Раутиан 1993, с. 138).

Утверждение можно признать справедливым в отношении организационных признаков, однако его универсальность (приложимость в отношении *всех* признаков) требует обоснования.

В-десятых, «*Высокая смысловая универсальность некоторых знаков генетического кода для всех живых существ или членов таксонов очень высокого ранга – свидетельство глубокого филогенетического единства всех ныне живущих организмов* (Маргелис 1983; Хесин 1984), *а не имманентной связи этих знаков как материальных носителей наследственной информации с содержанием последней*» (Раутиан 1993, с. 141). Вообще-то обосновать либо одну (глубокое филогенетическое единство), либо другую (связь знаков с их содержанием) версию универсальности знаков генетического кода в рамках картины мира, предполагаемой ЭТЭ, невозможно, поскольку она ограничена эволюционной проблематикой и не затрагивает семиотические проблемы. Ссылка на то, что эта универсальность необходима, чтобы поддержать трофическое единство биосферы, также требует обоснования.

В-одиннадцатых, «*Биологический смысл структурного обособления генотипа в рамках фенотипа и специализации генетического кода как материального носителя наследственной информации заключается в создании неуничтожимого в процессе онтогенеза пула наследственной информации, необходимого для воспроизведения (повторения в существенных чертах) и коррекции видоспецифических онтогенезов в ряду поколений*» (Раутиан 1993, с. 141).

Это некорректное утверждение, противоречащее тезису 4. В ряду поколений передаётся носитель с информацией о материальных элементах, составляющих тело организмов. Организация строится на основании иных источников информации, проблема существования которых в мейнстримной геноцентристской науке о живом даже не может быть поставлена. А в рамках ЭТЭ всё ограничивается ссылками на биологическое поле А.Г.Гурвича, в пригодности которого в качестве носителя такой информации есть большие сомнения (Поздняков 2019, 2023).

В-двенадцатых, «*Все и только живые системы обладают взаимобулавливающими друг друга процессами индивидуального и исторического развития*» (Раутиан 1993, с. 143).

Это утверждение подкрепляется крайне спорными рассуждениями. Сопоставляются организмы и биоценозы. Онтогенез трактуется как самосборка организма, а филогенез – как последовательная серия онтогенезов. Биоценоз, как другой тип живых систем, обладает сукцессией, которая полагается аналогом онтогенеза. В качестве аналога филогенеза предлагается филоценогенез. Соответственно, биосфера, для которой полагается нераздельность индивидуального и исторического развития, исключается из живых систем и полагается биокосным телом.

Однако аналогия биоценоза с организмом представляется неполной, поскольку принимать сукцессию в качестве аналога онтогенеза можно лишь с большой натяжкой. Точно так же филоценогенез не представляет собой последовательную цепь сукцессий, а совершенно иной тип процесса. Высказанный А.С.Раутианом взгляд на биосферу соотносится с представлениями В.И.Вернадского, но, например, у К.С.Старынкевича (2013) была совершенно иная точка зрения (см.: Поздняков 2018).

В-тринадцатых, «*Наследственность в её широком первоначальном смысле как способность потомков устойчиво воспроизводить в процессах онтогенеза свойства предков в нисходящем ряду поколений* (Дарвин 1939, 1951; Ламарк 1955) является целостным неразложимым (точнее, разложимым лишь для операциональных целей) свойством живого» (Раутиан 1993, с. 144).

Это утверждение основывается на предпосылке юридического характера, что по наследству передаются *свойства*, то есть наследственность выражается в *сходстве* потомков и предков. Однако *различия* в облике детей, рождённых одними и теми же родителями, вполне очевидны. В

пункте 11 указывается, что из поколения в поколение передаётся информация о материальных элементах (белках и т.п.), но на каких основаниях осуществляется организация – современной науке неизвестно. До решения этой проблемы такая формулировка данного тезиса А.С. Раутианом является преждевременной.

В целом, попытку выяснить особенности отношений между наследственностью и морфологическим обликом организма следует только приветствовать. Однако в статье А.С.Раутиана эти отношения оказались редуцированными до связи между генотипом и фенотипом. Эти понятия несут «осколки неадекватных идей», и потому результаты получились неудовлетворительными.

Представления К.Е.Михайлова

Основное внимание К.Е.Михайлов уделяет распространению эпигенетических идей*. Тем не менее, он затрагивает проблемы, которые остались вне поля зрения М.А.Шишкина и А.П.Расницына. В первую очередь – это проблема вида, которую К.Е.Михайлов (2022а,б,в) решает в контексте ЭТЭ, привлекая типологические элементы. Так, «хороший» с точки зрения систематики вид – это вид, особи которого устойчиво воспроизводят свой фенотип. Соответственно, такие особи характеризуются типовым онтогенезом, которому соответствует особый (видовой) эпигенетический ландшафт (Михайлов 2003; цит. по: Михайлов 2014).

В частности, птицы достаточно однородны в организационном отношении, но они характеризуются большим разнообразием в социальном, поведенческом и экологическом отношениях, то есть адаптации у них осуществляются за счёт изменения поведения. Следствием возникших поведенческих особенностей является социальное обособление группировки. Таким образом, основной способ адаптации к местным условиям у птиц заключается в активном изменении элементов поведения (Михайлов 1997, 2016).

В контексте ЭТЭ К.Е.Михайловым (2017) разрабатывается *морфогенетическая концепция* вида, в которой вид понимается как эпигенотип (эпигенетическая система). Он характеризуется видовой нормой реакции – набором дискретных траекторий развития, заканчивающихся типичным фенотипом и аберрациями (морфозами). Соответственно, видообразование – это формирование нового видового фенотипа и спектра морфозов.

Практическое применение этой концепции, по представлению Михайлова, затруднено трудоёмкостью исследований, так как необходимо описать норму реакции в целом, то есть описать не только типичный фенотип, но и выявить всю аберрантную изменчивость. В географиче-

* Им создан специальный сайт, предназначенный для обсуждения ЭТЭ — «Эволюция как эпигенетический процесс» (<https://epigeneticsite.wordpress.com/>).

ском отношении границы данного вида по отношению к близким видам определяются его способностью длительно сохранять свою морфологическую определённость в зоне симпатрии с ними. Концепция морфогенетического вида, по мнению К.Е.Михайлова, повсеместно применяется в палеонтологии.

Несмотря на утверждение, что морфогенетическая концепция вида основывается на морфологических признаках и на их связи через эпигенотип, К.Е.Михайлов структуру вида у птиц рассматривает не в контексте морфологической дифференциации, а в контексте социо-это-экологической дифференциации. С этой точки зрения популяция (как минимальная группа особей, которая может быть каким-то образом охарактеризована) рассматривается в пяти аспектах. Во-первых, популяция – это единица *фенотипической устойчивости*. По объёму такое понятие популяции можно сопоставить с биологической и эволюционной концепциями вида. Во-вторых, популяция – это единица *генетического разнообразия*. По объёму это понятие популяции соответствует видам, выделяемым молекулярными методами. В-третьих, популяция – это единица *морфофизиологического разнообразия*. Соответствует географической расе. В-четвёртых, популяция – это единица *это-экологического разнообразия*. Соответствует экологической расе. В-пятых, популяция – это единица *социо-репродуктивной обособленности*. Это «особые демо-социумы, выявляемые как поведенческие и вокальные расы с избирательностью (ассортативностью) скрещивания на основе стереотипных (общих для группы) визуальных и акустических предпочтений особей» (Михайлов 2017, с. 56).

Большое значение К.Е.Михайлов (2018, 2022в) придаёт репродуктивной изоляции группировок птиц через перцептивное восприятие особями сигнального окружения. Возникшие устойчивые стереотипы опознания ситуаций воспроизводятся путём подражания и обучения. Такие поведенческие барьеры легко возникают и легко разрушаются. Однако динамика этих процессов практически не изучена, в том числе и по причине плохой разработанности системы обозначения внутривидовых единиц.

Представления Д.Л.Гродницкого

Свои идеи Д.Л.Гродницкий опубликовал в нескольких статьях (1999, 2000, 2001), а затем обобщил в книге (Гродницкий 2002). Им сделана попытка выделения постулатов ЭТЭ, хотя они и не были сформулированы в чёткой форме. В таком случае имеется возможность для различного толкования основных утверждений, поэтому нижеизложенное не претендует на точное воспроизведение представлений Д.Л.Гродницкого.

Так, он рассматривал эволюцию как *процесс преобразования таксонов*; считал, что таксоны представляют собою *дискретные группы фено-*

типов, и тогда теория эволюции должна объяснять *переход из одного фенотипического состояния в другое*. Устойчивость фенотипов к изменениям обуславливает дискретность таксонов.

Траектории развития организма от зиготы до дефинитивного состояния могут быть разными. В стадии стазиса большая часть зигот достигает одного и того же дефинитивного фенотипического состояния. Траектория, по которой осуществляется развитие зигот, называется *креодом*, а дефинитивное состояние, по представлению Д.Л.Гродницкого, – *стандартным фенотипом*. Траектории, по которым осуществляется развитие, заканчивающееся фенотипом, отличным от стандартного, обозначаются как *дополнительные траектории*. Развитие по дополнительным траекториям приводит к онтогенетическим абберациям, терминологически обозначаемым как *морфозы*. Креод с дополнительными траекториями (совокупность траекторий развития) называется *эпигенетическим ландшафтом*.

Морфозы появляются в результате нарушений развития, причём, по мнению Д.Л.Гродницкого (2002), нарушающие факторы могут быть как внешние (*фенокопии*), так и внутренние (*генокопии*).

Эта точка зрения совершенно не соответствует первоначальному представлению М.А.Шишкина (1981), который однозначно высказался в пользу исключительно внешних факторов, обуславливающих перестройку развития. Собственно говоря, утверждение Д.Л.Гродницкого о внешних и внутренних нарушающих факторах противоречит последующему тексту, в котором утверждается, что «эпигенетическая теория рассматривает эволюцию как процесс преобразования онтогенеза под влиянием изменений, происходящих в окружающей среде. Эта теория предполагает, что в ходе эволюционного изменения популяция старого вида вначале утрачивает фенотипическую устойчивость, и затем переходит в новое состояние, сперва очень изменчивое, но обретающее новую устойчивость в ходе последующей эволюции» (Гродницкий 2002, с. 63). Этот процесс преобразований из одного устойчивого состояния в другое через стадию неустойчивости представляет собой *элементарный эволюционный цикл*.

Как уже говорилось, постулаты ЭТЭ чётко Д.Л.Гродницким не сформулированы, хотя, если судить по названию разделов шестой главы его книги, именно в ней должны обсуждаться разные постулаты ЭТЭ. Однако содержание шестой главы посвящено подробному описанию элементарного эволюционного цикла. Возможно, что некоторые характерные черты и условия протекания этого цикла интерпретировались Гродницким в качестве постулатов.

Итак, первый постулат можно сформулировать в следующем виде: *изменение характера существования является необходимым условием начала нового эволюционного цикла*. Но вот дальнейшее утверждение

Д.Л.Гродницкого (2002, с. 64), что выживание формы возможно лишь при наличии свободных или частично используемых ресурсов, спорно, так как ресурсы никогда полностью не используются, в противном случае выживание экосистем и видов было бы невозможным. Таким образом, условия для выживания изменившейся формы есть всегда. Важен другой момент: по мнению Д.Л.Гродницкого, изменение начинается с перестройки *поведенческих стереотипов*. А это утверждение говорит в пользу *внутренних факторов* изменения.

Второй постулат, на мой взгляд, можно сформулировать так: *действие новых условий развития приводит к дестабилизации фенотипа*. Это состояние рассматривается в качестве стадии эволюционного цикла. По представлению Д.Л.Гродницкого, дестабилизация является следствием снижения эффективности регуляции онтогенеза, то есть, так сказать, утери точки эквифинальности. В пользу этого постулата свидетельствуют многочисленные данные наблюдений и опытов.

Как можно полагать, следующим постулатом является *генетическая ассимиляция морфоза*, адаптивного в новых условиях. Она осуществляется путём отбора генотипов, которые обеспечивают «устойчивый онтогенез нового фенотипа и, соответственно, его наибольшую наследуемость: фенотип морфоза постепенно превращается в его генокопию» (Гродницкий 2002, с. 70).

Очередным этапом эволюционного цикла, по мнению Д.Л.Гродницкого, является *эвадаптация*. В некоторой степени данное утверждение подкрепляется эмпирическим материалом, то есть в филогенетическом развитии большинства таксонов можно выделить две фазы расцвета, причём вторая фаза наступает после вымирания прежней доминирующей группы таксонов. Фактически такая ситуация может рассматриваться как частный случай проявления более общего правила, а именно смены доминирующих групп (Марков, Наймарк 1998). Таким образом, Д.Л.Гродницкий полагал, что эвадаптация происходит не за один элементарный цикл, а на протяжении множества циклов дестабилизации и стабилизации фенотипа.

Оценивая идеи Д.Л.Гродницкого, следует напомнить, что в его представлении эволюция есть процесс преобразования *таксонов*, и тогда все эволюционные изменения следует интерпретировать в *таксономическом контексте*. В таком случае эпигенетический ландшафт должен обладать *видовой спецификой*, то есть эпигенетические ландшафты разных видов должны выражать различия в *таксономически значимых признаках*. Соответственно, при изменениях внешней среды дестабилизация должна затрагивать таксономически значимые признаки, то есть онтогенетические aberrации не должны представлять собой хаотические (беспорядочные) изменения. Если же основываться на гипотезе функционального компромисса А.П.Расницына, то следует признать возмож-

ность увеличения диапазона изменчивости лишь небольшого количества признаков. Однако стабилизация новой формы в изменённых условиях не нуждается в генетической ассимиляции. В самом деле, *при изменении условий существования* будут появляться морфозы, причём «одни и те же изменения среды развития вызывают образование одних и тех же морфозов» (Гродницкий 2002, с. 79).

Учитывая вышесказанное, можно утверждать, что их основная доля будет принадлежать новой модальности (морфозу) таксономически значимого признака. Так как сохраняющиеся новые условия в каждом последующем поколении будут обуславливать появление тех же самых морфозов, то доля новой модальности будет увеличиваться с каждым новым поколением. Соответственно, при очередном изменении условий адаптивным будет другой морфоз, который будет также снова и снова воспроизводиться в данных условиях. Собственно, о генетической ассимиляции можно говорить лишь в экспериментальных случаях, когда в одних и тех же условиях выводят разные «чистые» линии.

Представление Д.Л.Гродницкого об ин- и эвадaptивных фазах эволюции существенно отличается от представления А.П.Расницына. Во-первых, по мнению А.П.Расницына, эти фазы осуществляются на протяжении одного эволюционного цикла, тогда как по мнению Д.Л.Гродницкого эвадaptация осуществляется на протяжении множества циклов. Во-вторых, в примере, приводимом Гродницким и касающемся адаптации полёвок к горным условиям (Шварц 1980), соотносятся *разные признаки*. Так, особи из низкогорных популяций равнинных видов полёвок *Clethrionomys rutilus* и *C. glareolus* реагируют на недостаток кислорода *увеличенным размером сердца*, что рассматривается как проявление ин-адаптивного этапа. У особей высокогорного вида *C. frater* сердце обычных размеров, однако они характеризуются более *высоким сродством гемоглобина к кислороду*, что рассматривается как показатель оптимизации организации, то есть как проявление эвадaptивного этапа.

Естественно, возникают вопросы: а как формировалось более высокое сродство гемоглобина к кислороду у высокогорных видов? какова длительность этих этапов (увеличения размеров сердца и повышения сродства гемоглобина к кислороду)? и вообще, какое отношение имеют эти признаки к различению особей данных трёх видов, то есть к таксономически значимым признакам? Ответы на эти вопросы в работе Д.Л.Гродницкого отсутствуют.

На основании отсутствия однозначных связей между структурами и функциями Д.Л.Гродницкий выводил совсем иное следствие из гипотезы функционального компромисса, чем А.П.Расницын. Так, чем сложнее организм, тем большим количеством структур он характеризуется, и тем большее количество функций, ими исполняемых, имеется. Соответственно, у более сложных организмов больше возможностей переключо-

чения функций на другие структуры. Из чего Гродницкий сделал вывод о более лёгком изменении конструкции у более сложных организмов по сравнению с простыми.

Однако с этим выводом трудно согласиться. Сложно устроенные организмы, как правило, специализированы. А специализированным организмам практически невозможно переключить ту или иную функцию на другую структуру.

Очень интересно замечание Д.Л.Гродницкого (2002), что на островах дивергирующие формы не дают таксонов выше ранга родов, то есть радиация таких групп не выходит за пределы семейства. Образование же таксонов высокого ранга происходит на материках. Им предложено два объяснения. Согласно одной версии, сильно уклоняющиеся морфозы неадаптивны, следовательно, сальтационный характер происхождения таксонов высокого ранга – крайне маловероятное событие, что и подтверждается невысоким рангом эволюционирующих островных групп. Согласно второй версии, масштаб эволюционных преобразований определяется не в одном элементарном эволюционном цикле, а в целой серии таких циклов. В таком случае масштаб преобразований будет зависеть от величины экосистемы, точнее, от величины нарушений в экосистеме. Соответственно, в материковых экосистемах полагается возможность широких эволюционных изменений. Также в данном случае придаётся большое значение внешним воздействиям, разрушающим экосистемы, – падениям крупных метеоритов или извержениям вулканов.

Представления А.Г.Васильева

Идеи А.Г.Васильева основываются на исследовании популяционной изменчивости, в частности, на анализе выражения билатеральных признаков. На этом основании им разработана модель *эпигенетического ландшафта популяции* (Васильев 1988). По аналогии с моделью эпигенетического ландшафта К.Уоддингтона, эпигенетический ландшафт популяции отражает «популяционный онтогенез», под которым Васильев понимает обобщённый тип развития особи в данной популяции. Вероятность осуществления конкретной особью своего пути развития будет зависеть от степени сходства её дефинитивного облика с обобщённым обликом. Совокупность осуществлённых дефинитивных фенотипов составляет *эпигенетическую изменчивость*. Вся эта изменчивость, за исключением типичного фенотипа, осуществляется по *абберрантным эпигенетическим траекториям*, которые имеют низкую вероятность осуществления. Разные популяции одного вида будут характеризоваться разными эпигенетическими ландшафтами. Соответственно, чем ближе географически популяции друг к другу, что более сходен должен быть их эпигенетический ландшафт. Эти идеи проиллюстрированы анализом фенетической изменчивости надкрылий жуков (Васильев 1988). Также

им указывается, что полёвки в условиях вивария сохраняют исходную (природную) частоту фенотипических признаков, что свидетельствует об устойчивости популяционной эпигенетической системы (Васильев 1992).

С помощью многомерных методов анализа метрических признаков было показано, что изменчивость непрерывна на определённых участках (доменах), между которыми есть разрывы (хиатусы). Сами домены интерпретируются как устойчивые морфологические состояния. Предполагается, что хиатусы между ними обусловлены эпигенетическими порогами. Переход из одного домена в другой возможен при сильном воздействии (Васильев 1992).

Важнейшим моментом представлений А.Г.Васильева (2005, 2008, 2009б; Васильев, Васильева 2009) является попытка синтеза эпигенетической концепции и меронии С.В.Мейена. Так, в этом контексте мерон интерпретируется как множество возможных (вероятных) состояний (модусов) признака. Разные таксоны могут характеризоваться одинаковым спектром модусов какого-либо признака, но различаться по частоте представленности этих модусов. В этом отношении концепцию мерона отождествляют с моделью эпигенетического ландшафта*. Такое отождествление позволяет указать на процессуальный момент: «мерон представляет собой морфогенетический закон трансформации структуры, порождающий характерное полиморфное множество» (Васильев 2004, с. 19).

Интракреод А.Г.Васильев отождествляет с сериальными гомотипными, гомодинамными и гомономными структурами. В частности, спектр изменчивости билатерального признака трактуется им как проявление интракреода. Понятие экстракреода отождествляется им с понятием популяционной эпигенетической изменчивости. Иными словами, популяционная модель эпигенетического ландшафта соответствует экстракреоду (Васильев 2005).

Основываясь на идеях Г.Ю.Любарского (1996) об иерархической структуре архетипа и соотносительности мерона и архетипа, А.Г.Васильев считает, что можно говорить об архетипах популяции, вида и надвидового таксона. С этой точки зрения «Архетип популяции – это всё потенциальное многообразие реализаций всех структур фенотипа, способных проявиться в данной единой по происхождению группе особей на основе общего эпигенетического ландшафта популяции» (Васильев 2005, с. 543), то есть архетип популяции тождественен её эпигенетиче-

* Представления К.Уоддингтона С.В.Мейен сопоставил со взглядами на ограниченность формообразования. По мнению С.В.Мейена (1974, с. 361), «Целесообразно понятие “креод” оставить в качестве обобщающего понятия для любого ограниченного формообразования. Креод, проявляющийся в онтогенезе, можно тогда назвать онтокреодом, в филогенезе – филокреодом, в пределах особи – интракреодом, между особями – экстракреодом». Это крайне широкая трактовка понятия *креод*, выводящая его за пределы того круга понятий, в которых он был введён К.Уоддингтоном, и тем самым, лишаящая его исходного смысла. Собственно, *креод* в смысле К.Уоддингтона соответствует *онтокреоду* в смысле С.В.Мейена.

ской системе. Фенотип отдельной особи – это проявление части популяционного архетипа.

Однако особь обладает популяционным эпигенетическим ландшафтом *потенциально*, то есть она способна реализовать один из любого варианта популяционного спектра изменчивости. Соответственно, *видовой архетип* соотносится со спектром траекторий развития, содержащихся в видовом эпигенетическом ландшафте. Эта же идея распространяется и на таксоны надвидового ранга. В таком образом трактуемом архетипе можно выявить инвариантную часть, то есть часть, присутствующую в фенотипе всех особей данной популяции, вида и т.д. По мнению А.Г.Васильева (2005), эпигенетическая система популяции имеет очень сложную иерархическую структуру, включающую реализованную и латентную составляющие, которые включают различные мероны, состоящие из ядра (адаптивной нормы) и периферии (инадаптивные морфозы) в составе реализованной части и мобилизационного резерва морфозов в составе латентной части.

На организменном уровне эпигенетическая система представляет собой «совокупность активно функционирующих и взаимодействующих друг с другом геномов и их продуктов в клетках всех тканей, формирующих все органы и части организма, обеспечивающая событийный процесс развития – морфогенез, а также жизнедеятельность на всех этапах развития и участие особи в размножении» (Васильев 2005, с. 158). Таким образом, в причинном отношении эпигенетическая система и морфогенез сводятся к геному, то есть они трактуются с редуccionистской точки зрения, хотя эпигенез трактуется им как процесс самосборки организма*.

Основываясь на старых представлениях о различии преформизма, как простого роста индивида из зародыша, и эпигенеза, как развития с новообразованием, А.Г.Васильев характеризует эпигенез как *рекурсивную программу* онтогенеза, что противоречит его же утверждению, что при эпигенезе каждая фаза онтогенеза строится *ситуативно*. Если все возможные ситуации запрограммированы, то вряд ли такое развитие можно назвать эпигенезом.

По представлению А.Г.Васильева, процессы, происходящие внутри клетки, достаточно хорошо объясняются современными концепциями. Однако этого нельзя сказать в отношении формирования тканей и органов. Несмотря на существование разных типов эмбриональных регуляций, в онтогенезе подавляющего большинства организмов преобладают дришевские регуляции, при которых дифференциация клетки зависит от её положения в целом. По мысли А.Г.Васильева, описать онтогенез возможно с помощью синергетических идей. Тогда онтогенез следует рассматривать как процесс *самоорганизации*, при котором происходит

* Позже А.Г.Васильев (2021б, с. 116) скорректировал свою точку зрения: «Эпигенетическая система на всех этапах развития регулирует функционирование генома, запуская одни процессы и блокируя другие».

спонтанное возникновение организации из беспорядка. Сам развивающийся организм представляет собой *диссипативную структуру* (неравновесную открытую систему) – относительно стабильное пространственно неоднородное состояние. При изменении параметров процессов, происходящих в системе, возможен переход её в новое относительно устойчивое состояние, причём таких возможных состояний может быть несколько, а переход в какое-то конкретное состояние может осуществляться случайным образом. Устойчивое состояние (диссипативная структура) является *аттрактором*, то есть, так сказать, притягивает развитие системы, находящейся в неустойчивом состоянии.

По мнению А.Г.Васильева, фенотипы следует рассматривать как диссипативные структуры, существующие в устойчивом неравновесном состоянии, а «Фены в таком смысле представляют собой определённые допустимые состояния диссипативной структуры (фенотипа). В основе некоего порядка их возникновения лежат хаотические внутри- и межклеточные процессы дифференцировки тканей и морфогенеза, параметризуемые работой эпигенотипа. Поэтому фены могут либо проявляться, либо не проявляться у особей, а их появление (для пороговых структур) в основном не коррелирует на разных сторонах тела особей (подвержено флуктуирующей асимметрии), иногда их возникновение в фенотипе совершенно непредсказуемо и, как принято считать, случайно» (Васильев 2005, с. 205).

Разнообразные фенетические особенности популяций и отдельных биотипов трактуются им в контексте эпигенетической концепции. В частности, повышение показателя флуктуирующей асимметрии свидетельствует о дестабилизации процессов развития в данной популяции.

Им также сделана попытка включить морфологические материалы в экологический контекст, в частности, им разрабатывается концепция *морфологической ниши* как аспекта экологической ниши (Васильев, 2021а,б).

Основываясь на идее В.В.Жерихина (2003) о катастрофических перестройках экосистем в прошлые геологические эпохи и учитывая современные глубокие антропогенные трансформации экосистем, А.Г.Васильев даёт прогноз о скорейшем наступлении очередного глобального биоценологического кризиса, который будет выражаться в быстрых популяционных перестройках на основе эпигенетических преобразований (Васильев, Васильева 2005; Васильев 2009а).

Заключение

Итак, сторонники ЭТЭ разрабатывают различные проблемы, в частности, концепцию вида и видообразования, теорию структуры и эволюции сообществ, соотношение между микро- и макроэволюцией. Сделана попытка включить в состав ЭТЭ мерономию и типологию. Модель эпи-

генетического ландшафта позволяет проанализировать значительную часть эмпирического материала в контексте ЭТЭ. Вполне очевидно, что детальная проработка указанных тем позволит включить в контекст ЭТЭ обширный теоретический материал, а также необходимо усовершенствовать методику эмпирических исследований*.

Следует заметить, что сторонники ЭТЭ публикуют свои теоретические работы преимущественно в журнальных статьях. Единственная брошюра Д.Л.Гродницкого (2002) включает изложение лишь ядра ЭТЭ, причём в сравнении с СТЭ, а в монографиях А.Г.Васильева (2005, 2021б; Васильева, Васильева 2009) детально обсуждаются морфологические и мерономические аспекты ЭТЭ. Очевидно, назрела необходимость в книге, в которой подробно бы анализировались в контексте ЭТЭ все области науки о живом, традиционно связываемые с эволюционной теорией.

Литература

- Айала Ф. 1984. *Введение в популяционную и эволюционную генетику*. М.: 1-230.
- Васильев А.Г. 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // *Фенетика природных популяций*. М.: 158-169.
- Васильев А.Г. 1992. *Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих*. Киев: 1-45.
- Васильев А.Г. 2004. Феногенетическая изменчивость и популяционный онтогенез // *Уч. зап. НТГСПА*. Нижний Тагил: 13-23.
- Васильев А.Г. 2005. *Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии*. Екатеринбург: 1-640.
- Васильев А.Г. 2008. Популяционная мерономия и проблема визуализации эпигенетического ландшафта // *XXII Любичевские чтения*. Ульяновск, 2: 6-15.
- Васильев А.Г. 2009а. Быстрые эпигенетические перестройки популяций как один из вероятных механизмов глобального биоценотического кризиса // *Биосфера* 1, 2: 166-177.
- Васильев А.Г. 2009б. Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия // *Журн. общ. биол.* 70, 3: 195-209.
- Васильев А.Г. 2021а. Концепция морфониши в эволюционной экологии // *Экология* 3: 163-178.
- Васильев А.Г. 2021б. *Концепция морфониши и эволюционная экология*. М.: 1-315.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 2005. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // *Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.М.Лобачевского. Сер. биол.* 1 (9): 27-38.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. 2009. *Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной мерономии*. М.: 1-511.
- Гродницкий Д.Л. 1999. Критика неodarвинизма // *Журн. общ. биол.* 60, 5: 488-509.
- Гродницкий Д.Л. 2000. Современный мутационизм в западной эволюционной биологии // *Успехи соврем. биол.* 120, 5: 419-424.
- Гродницкий Д.Л. 2001. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // *Журн. общ. биол.* 62, 2: 99-109.
- Гродницкий Д.Л. 2002. *Две теории биологической эволюции*. Саратов: 1-160.
- Данилевский Н.Я. 1885. *Дарвинизм. Критическое исследование*. СПб., 1, 1: 1-519.

* Модель эпигенетического ландшафта вполне формализуется (Поздняков 2022), и с её помощью можно анализировать внутри- и межвидовую билатеральную изменчивость.

- Дарвин Ч. 1939. *Сочинения*. М.; Л., **3**: 1-831.
- Дарвин Ч. 1951. *Сочинения*. М.; Л., **4**: 1-883.
- Жерихин В.В. 2003. *Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике*. М.: 1-542.
- Йогансен В. 1933. *Элементы точного учения об изменчивости и наследственности*. Л.: 1-410.
- Ковалевский В.О. 1960. *Собрание научных трудов*. М., **3**: 1-350.
- Ламарк Ж.Б. 1955. *Избранные произведения*. М., **1**: 1-968.
- Любарский Г.Ю. 1996. *Архетип, стиль и ранг в биологической систематике*. М.: 1-436.
- Маргелис Л. 1983. *Роль симбиоза в эволюции клетки*. М.: 1-351.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б. 1998. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов // *Тр. Палеонтол. ин-та РАН* **273**: 1-318.
- Мейен С.В. 1974. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // *Журн. общ. биол.* **35**, **3**: 353-364.
- Мейен С.В. 1987. География макроэволюции у высших растений // *Журн. общ. биол.* **48**, **3**: 291-309.
- Михайлов К.Е. 1997. Социо-поведенческий подход к пониманию структуры и истории вида у птиц (основные положения и ближайшие следствия) // *Рус. орнитол. журн.* **6** (28): 6-13. EDN: KVVQLT
- Михайлов К.Е. 2014. Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околотовидовой таксономии у птиц // *Рус. орнитол. журн.* **23** (994): 1305-1330. EDN: SAIACV
- Михайлов К.Е. 2016. Морфогенез и экогенез в эволюции птиц: их нетождественность и её последствия // *Рус. орнитол. журн.* **25** (1296): 2065-2084. EDN: VWZVZP
- Михайлов К.Е. 2017. Сложность дивергенции и структура вида у птиц // *Тр. Мензбир. орнитол. общ-ва*. М., **3**: 40-67.
- Михайлов К.Е. 2018. Экологические расы и репродуктивные изоляты у птиц: может ли околотовидовая морфо-гено-таксономия адекватно отобразить «многоканальность» дивергенции популяций у нейросложных организмов? // *Рус. орнитол. журн.* **27** (1695): 5581-5601. EDN: VLSDST
- Михайлов К.Е. 2022а. Проблемы систематизации популяций у птиц. 1. Введение // *Рус. орнитол. журн.* **31** (2242): 4731-4741. EDN: VWKQTP
- Михайлов К.Е. 2022б. Проблемы систематизации популяций у птиц. 2. Расплывчатость понятий и терминов // *Рус. орнитол. журн.* **31** (2243): 4773-4790. EDN: AJFZXL
- Михайлов К.Е. 2022в. Проблемы систематизации популяций у птиц. 3. Двойственность природы репродуктивной изоляции // *Рус. орнитол. журн.* **31** (2244): 4815-4832. EDN: ZLEVIA
- Парамонов А.А. 1967. Изменчивость и наследственность в их связи с эволюционным процессом // *Современные проблемы эволюционной теории*. Л.: 7-52.
- Поздняков А.А. 2018. *Философские основания классической биологии: Введение в органическую биологию*. М.: 1-268.
- Поздняков А.А. 2019. Развитие и наследственность: три концепции // *Рус. орнитол. журн.* **28** (1744): 1183-1223. EDN: YYHLVB
- Поздняков А.А. 2022. Применение модели эпигенетического ландшафта для изучения структуры морфотипической изменчивости (на примере МЗ скальных полёвок (*Alticola*, *Rodentia*, *Arvicolinae*)) // *Зоол. журн.* **101**, **2**: 202-212.
- Поздняков А.А. 2023. Эпигенетическая (холистическая) теория эволюции (по публикациям М.А.Шишкина) // *Рус. орнитол. журн.* **32** (2349): 4357-4399. EDN: NCYZKT
- Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // *Эволюция и биоэкологические кризисы*. М.: 46-64.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // *Тр. Рос. энтомолог. общ-ва*. **73**: 1-108.
- Расницын А.П. 2005. *Избранные труды по эволюционной биологии*. М.: 1-347.

- Расницын А.П. 2008. Теоретические основы эволюционной биологии // *Введение в палеонтомологию*. М.: 6-31.
- Расницын А.П. 2014. Эволюционная теория: современный этап // *Палеонтол. журн.* 1: 3-8.
- Расницын А.П. 2015. Эпигенетическая теория эволюции на пальцах // *Invert. Zool.* 12, 1: 103-108.
- Расницын А.П. 2020. Философия эволюционной биологии // *Журн. общ. биол.* 81, 1: 54-80.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // *Современная палеонтология*. М., 2: 76-118.
- Раутиан А.С. 1993. О природе генотипа и наследственности // *Журн. общ. биол.* 54, 2: 132-148.
- Раутиан А.С., Раутиан Г.С. 1985. Некоторые особенности аномальных фенотипов // *Фенетика популяций*. М.: 196.
- Ригер Р., Михаэлис А. 1967. *Генетический и цитогенетический словарь*. М.: 1-607.
- Старынкевич К.Д. 2013. *Строение жизни*. М.: 1-51.
- Хесин Р.Б. 1984. *Непостоянство генома*. М.: 1-472.
- Шапошников Г.Х. 1961. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора (экспериментальное исследование) // *Энтомол. обозр.* 40, 4: 739-762.
- Шапошников Г.Х. 1965. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // *Энтомол. обозр.* 44, 1: 3-25.
- Шапошников Г.Х. 1978. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // *Журн. общ. биол.* 39, 1: 15-33.
- Шварц С.С. 1980. *Экологические закономерности эволюции*. М.: 1-278.
- Шишкин М.А. 1981. Закономерности эволюции онтогенеза // *Журн. общ. биол.* 42, 1: 38-54.
- Шмальгаузен И.И. 1940. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции // *Журн. общ. биол.* 1, 4: 509-528.
- Шмальгаузен И.И. 1968. *Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора*. М.: 1-451.

