

УДК 575.8:167.7

КРИТИКА ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

© 2009 г. А. А. Поздняков

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
e-mail: mammal@eco.nsc.ru*

Поступила в редакцию 20.06.2008 г.

Сопоставлены основные положения синтетической и эпигенетической теорий эволюции. Показано, что СТЭ отражает механистический (редукционный), а ЭТЭ – организмический (целостный) подход к описанию эволюции биоты. В качестве постулатов ЭТЭ можно предложить следующие утверждения: эволюционные изменения начинаются с фенотипа, элементарной эволюционной структурой является вид, элементарное эволюционное явление – это изменение структуры системы развития; эволюционный процесс протекает неравномерно. В соответствии с метафорой адаптивного компромисса А.П. Расницына сбалансированная организация очень устойчива, поэтому появление нового таксона возможно при пониженных конкурентных отношениях через стадию дестабилизации. Из-за тормозящего эффекта адаптивного компромисса появление новизны имеет неадаптивный характер. Элементарный эволюционный цикл включает фазы: 1) дестабилизации – появления морфозов в результате изменения условий среды (инадаптивная стадия); 2) стабилизации – генетической ассимиляции одного из морфозов (эвадaptiveвая стадия); 3) стазиса. Однако для стабилизации новой формы положение о генетической ассимиляции необязательно. Понятия инадаптация и эвадaptiveция в рамках ЭТЭ употребляются в смысле, отличающемся от смысла, с которым они были введены В.О. Ковалевским. Приводимый Д.Л. Гродницким фактический материал не подтверждает постулируемый ход таксогенеза – переход из одного фенотипического состояния в другое, поэтому применение данных понятий для характеристики стадий эволюционного цикла некорректно. Для развития ЭТЭ необходима детально проработанная концепция таксона. Также необходима методика для интерпретации материала в свете положений ЭТЭ.

Эволюционная теория является фундаментом современной биологии. В настоящее время доминирующее положение занимает синтетическая теория эволюции¹ (СТЭ), сформировавшаяся в 30–50-е

годы XX в. В последние десятилетия опубликованы работы, авторы которых претендуют на иное объяснение развития биоты, ограничивающее значение естественного отбора (Кимура, 1985; Лима-де-Фариа, 1991). В России распространена эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ), фактически сформулированная М.А. Шишкиным (1981, 1984б, 1987, 1988а, 2006) и поддерживаемая другими учеными (Раутиан, 1993; Гродницкий, 2001, 2002; Расницын, 2002). Представления сторонников ЭТЭ несколько различаются, что говорит о развитии теории и может являться предметом для сравнительного анализа. По мнению М.А. Шишкина, основными составными частями теории являются концепция стабилизирующего отбора И.И. Шмальгаузена (1968б) и модель эпигенетического ландшафта К.Х. Уоддингтона (1970). Хотя представления о стабильности и канализованности онтогенеза обсуждаются (Hahlweg, 1981; Gilbert, 1991; Захаров, 2001; Debat, David, 2001; Siegal, Bergman, 2002), но

¹ В современной литературе, особенно англоязычной, употребляется название *теория эволюции* без уточняющих определений. Тем самым создается впечатление, что теория эволюции существует в единственном числе. Конечно, это не так (Назаров, 2005; Попов, 2005). Современные преобладающие эволюционные представления включают совокупность идей, некоторые из которых зачастую противоречат друг другу, поэтому в методологическом отношении их следует рассматривать как конгломерат нескольких теорий. Работа по совершенствованию аксиоматики эволюционных теорий скорее всего в будущем приведет к оформлению нескольких эволюционных теорий, акцентирующих внимание на различных сторонах эволюционного процесса. В качестве примера можно привести аналогию с физикой, в рамках которой существуют механика и квантовая физика, оптика и физика элементарных частиц, фактически не имеющие областей перекрытия и подчеркивающие различную онтологию исследуемых объектов. Тем не менее между синтетической теорией эволюции, формирование которой приходится на 30–50-е годы XX в., и преобладающими современными представлениями существует идейная и историческая преемственность. Поэтому в статье для обозначения современных представлений употребляется название

синтетическая теория эволюции с целью подчеркнуть наличие нескольких теорий эволюции. Да и сопоставлять *эпигенетическую теорию эволюции* с *теорией эволюции* как-то нелогично.

критический² анализ идей ЭТЭ в целом пока единичен (Татаринов, 2007).

Работу по выделению постулатов синтетической теории эволюции начал А.А. Любищев (1973) и поддержал Н.Н. Воронцов (1978, 1980, 1984, 1999). Структура постулатов СТЭ совершенствуется и в настоящее время (Reif et al., 2000; Kutschera, Niklas, 2004). Очевидно, существует необходимость выделения постулатов эпигенетической теории эволюции и это, видимо, осознается ее сторонниками. Так, первый раздел шестой главы книги Д.Л. Гродницкого (2002) называется “Основные постулаты”, хотя четкие формулировки каких-либо положений там отсутствуют. Исходя из сказанного, основной целью данной работы является попытка выделить основные положения эпигенетической теории эволюции, включая ее проверку на непротиворечивость и полноту.

СТЭ И ЭТЭ КАК РАЗНЫЕ ПАРАДИГМЫ

Характерные черты анализируемой теории легче всего выявить в сравнении, поэтому следует сопоставить ее с СТЭ. Но сначала необходимо сказать несколько слов о названии ЭТЭ. Так как “...источником эволюционных изменений здесь признаются отклонения самого процесса развития, эта теория заслуживает названия эпигенетической” (Шишкин, 1984а, с. 119). Таким образом, название отражает противопоставление эпигенеза и преформации: “Единственной альтернативой такому пониманию развития может быть представление, согласно которому каждая особенность (или состояние) фенотипа детерминируется в онтогенезе своим особым причинным фактором или их суммой. Это – преформистская модель развития Ру–Вейсмана, несостоятельность которой была доказана экспериментальной эмбриологией” (Шишкин, 1987, с. 108). В современной биологии термин “эпигенетика” имеет несколько значений (Jablonka, Lamb, 2002; Mofange, 2002; Naig, 2004), поэтому не следует отождествлять эпигенетическую теорию эволюции с узким пониманием эпигенетики как области исследования экспрессии генов и взаимодействии генетического материала, принятым в молекулярной биологии (Корочкин, 2006).

С точки зрения М.А. Шишкина (1984а) самым важным пунктом расхождения СТЭ и ЭТЭ является представление о природе наследственности (устой-

чивости). В рамках СТЭ наследственность трактуется как изначальное свойство организма, точнее, свойство особого носителя информации, не требующее причинного объяснения, поэтому признаки можно делить на наследственные (генетически обусловленные) и ненаследственные (приобретенные). В рамках ЭТЭ считается, что наследственность создается отбором, соответственно деление признаков на наследственные и ненаследственные ошибочно, так как наследственность (устойчивость) и генетическая обусловленность совершенно разные понятия (Шишкин, 1987). Признаки можно делить только по степени устойчивости и выражения (Шишкин, 1984б).

Различие представлений о природе наследственности обуславливает различие взглядов на объект первоначального изменения. Так, согласно СТЭ эволюция начинается с изменения генотипа. Так как генотип – это программа развития организма, записанная в ДНК, то изменение генотипа обусловлено изменением ДНК – мутациями. Это положение зафиксировано в качестве первого постулата СТЭ, смысл которого кратко можно выразить так: *материалом для эволюции служат мутации* (Воронцов, 1999; Reif et al., 2000; Kutschera, Niklas, 2004). Точка зрения ЭТЭ противоположная, причем ее следует сформулировать как постулат и лучше всего словами М.А. Шишкина (2006, с. 181): **“Эволюционные изменения начинаются с фенотипа и распространяются по мере их стабилизации в направлении генома”**.

Элементарной эволюционной структурой, или наименьшей эволюирующей единицей в рамках СТЭ признается популяция, что зафиксировано в форме постулата (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Воронцов, 1999; Kutschera, Niklas, 2004). Данный постулат отражает популяционный взгляд на эволюцию и акцентирует внимание на противопоставлении его ранним эволюционным взглядам, в которых в качестве единицы эволюции признавалась особь. Также данное положение очерчивает границы микроэволюции, в рамках которой репродуктивно открытые системы (популяции) превращаются в репродуктивно изолированные (виды) (Mayr, 1987, 1988; Hendry, Kinnison, 2001; Gavrillets, 2003). В рамках ЭТЭ пространство возможных дефинитивных состояний рассматривается как видоспецифичное. С точки зрения М.А. Шишкина (1988а, с. 142), результатом отбора является “...возникновение все новых устойчивых и дискретных типов организации, которые регистрируются исследователями как ныне живущие или вымершие биологические виды”. Таким образом, это утверждение следует зафиксировать в качестве следующего постулата: **в рамках ЭТЭ элементарной эволюционной структурой является вид.**

² Под критикой понимается “обсуждение, разбор чего-л[ибо] с целью оценить *достоинства*, обнаружить и выправить *недостатки* (курсив мой. – А.П.)” (Словарь русского языка, 1982, с. 130). Почему-то в научной среде это слово воспринимается в разговорном смысле, как “отрицательное суждение о чем-л[ибо]” (там же), о чем приходится только сожалеть.

В качестве элементарного эволюционного явления в рамках СТЭ признается изменение генотипического состава популяций (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). С точки зрения ЭТЭ “подлинно эволюционное изменение – это *изменение структуры системы развития* (характеризуемой определенным рисунком допустимых для нее онтогенетических траекторий) {...} перестройка системы развития означает изменение ее равновесного состояния (адаптивной нормы) и тем самым – появление новой канализированной онтогенетической траектории, реализующей это состояние” (Шишкин, 1987, с. 108).

С позиции СТЭ эволюция рассматривается как *постепенный процесс* (Gavrilets et al., 2000; Reif et al., 2000; Kutschera, Niklas, 2004). В рамках ЭТЭ из представления об элементарном эволюционном явлении как возникновении нового равновесного состояния после периода дестабилизации вытекает постулат *о неравномерности эволюционного процесса*.

Главным фактором, обуславливающим эволюционное изменение, в рамках СТЭ признается движущий отбор, понимаемый как дифференциальное воспроизводство генотипов (Грант, 1980; Reif et al., 2000; Forber, 2005; Brunnander, 2007); тогда как в ЭТЭ – стабилизирующий отбор (Шмальгаузен, 1968б).

С общенаучной точки зрения СТЭ олицетворяет механистический (редукционный) подход к объяснению биологических явлений. Соответственно исторические корни этой теории уходят в механистическое мировоззрение XIX в. (Чайковский, 1992). В частности, механистическое наследие любой современной эволюционной теории символически отражено в представлении о “механизме эволюции”. ЭТЭ в противовес СТЭ олицетворяет организмический (целостный) подход. Однако следует заметить, что целостный подход, так сказать, в чистом виде неосуществим, так как *целое* по определению делится на *части* и целостный объект можно охарактеризовать лишь посредством описания его частей (Блауберг, 1997). В каком-то смысле определенная степень редукции в данном случае все-таки осуществляется.

В основе СТЭ лежит так называемое популяционное мышление, в онтологическом отношении характеризуемое следующими чертами. Развитие биоты заключается в дивергенции популяций и повышении статуса популяции до подвида, полувида, вида, надвида и т.д. Следствием такой трактовки является фактически условный характер таксонов всех рангов, не исключая и категории вида. Макроэволюция рассматривается как продолжение микроэволюции, т.е. как совокупность ряда микроэволюционных изменений (Reif et al., 2000; Kutschera, Niklas, 2004). В рамках СТЭ предложены различные

методики по оценке степени дивергенции популяций, а также использованы методики филогенетического анализа, существовавшие до появления популяционного мышления. Именно наличие таких методик играет огромную роль в принятии СТЭ большинством биологов в качестве теоретической основы для исследований, так как с их помощью упорядочивается массив исходных данных и, таким образом, большая часть биологических исследований приобретает осмысленность.

Очень часто развитие чего-либо метафорически изображается в форме расширяющейся спирали. Применяя эту метафору для описания развития эволюционных представлений, диаметрально различные точки на витке спирали можно рассматривать как фиксирующие противоположные подходы. В общенаучном отношении эти точки отражают противоположность целостного и редукционного подходов, которые в анализируемом аспекте конкретизируются антиномией преформизма и эпигенеза, сменявших друг друга на протяжении последних трех столетий (Гайсинович, 1961). Поэтому появление теории эволюции, противоположной преформационной по своему характеру СТЭ, вполне закономерно. Причем возникновение такой теории обусловлено не только накоплением эмпирического материала, в частности в эмбриологии и палеонтологии, но и определенными идейными изменениями. К ним можно отнести, во-первых, представления о неравномерности темпа эволюции, включающие идеи квантовой эволюции Дж. Симпсона (1948), когерентной и некогерентной эволюции (Красилов, 1986), прерывистого равновесия (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977; Vaupel Klein, 1994; Eldredge et al., 2005). Во-вторых, концепция индивидуности биологических видов (Ghiselin, 1974; Hull, 1978), в онтологическом отношении утверждающая, что вид происходит от другого вида, а не развивается из подвида (и популяции), как из зародыша.

Таким образом, различие между СТЭ и ЭТЭ – это различие парадигмального характера. Эти две теории задают разные способы описания и объяснения фактов, формируют различные направления и задачи исследований. Историческая преемственность доминирующих современных эволюционных представлений нисходит до “Происхождения видов” Ч. Дарвина. Эволюционные представления Ч. Дарвина критиковались с момента публикации его книги, причем по самым разным проблемам (см. обзор: Филипченко, 1923). В рамках настоящего исследования важное значение имеет онтологическая проблема: лежит ли в основе эволюции различных объектов один механизм или разные? Следует заметить, что предшествовавшая дарви-

низму теория Ж.-Б. Ламарка дуалистична, так как с точки зрения этой теории результат эволюции есть итог наложения двух разных процессов: градации и адаптиациогенеза, в основе которых лежат различные механизмы. По распространенным современным представлениям эволюционирующие объекты объединяются в две основные группы: таксоны видового ранга, изменение которых объясняется в рамках микроэволюции, и таксоны надвидового ранга, изменение которых объясняется в рамках макроэволюции. Синтетическая теория, как и представления Ч. Дарвина по сути монистичны, т.е. в них постулируется некий механизм, обуславливающий микроэволюционные изменения, а макроэволюция рассматривается как простое продолжение микроэволюции, не имеющая своих особых механизмов (Reif et al., 2000; Simons, 2002; Kutschera, Niklas, 2004). Собственно говоря, основу большей части альтернативных теорий (нотогенез, ортогенез, типострофизм, сальтационизм) составляет попытка обосновать существование особых механизмов, обуславливающих макроэволюционные изменения.

ОБРАЗ ЭВОЛЮЦИИ, СОЗДАВАЕМЫЙ ЭТЭ

Основную идею М.А. Шишкина (1987, 2006) можно представить в виде следующей логической цепи: задачей теоретической биологии является объяснение целесообразности организмов – проблема целесообразности заключается в объяснении устойчивости (стабильности) онтогенеза – объяснить становление стабильности онтогенеза должна теория эволюции. Таким образом, “...если удовлетворительная эволюционная теория должна быть по сути теорией эволюции онтогенеза и если дарвиновское учение содержит возможность для этого, то его основополагающие понятия необходимо должны быть выражены на языке индивидуального развития” (Шишкин, 1987, с. 77).

Проблема целесообразности и устойчивости признаков

Итак, центральное положение в рамках ЭТЭ занимает представление об устойчивости онтогенеза. Следует заметить, что, с точки зрения М.А. Шишкина (1987, с. 79), устойчивость “...имеет много синонимов, издавна используемых как раз для обозначения явлений, требующих эволюционного объяснения. К их числу относятся целесообразность, приспособленность (Эшби, 1959, 1962; Шмальгаузен, 1968а, с. 139) и уравновешенность со средой (Спенсер, 1899)”. По мнению М.А. Шишкина, все эти понятия объединяет общее свойство – способность “...реагировать на внешние возмущения таким образом, чтобы сохранять свою нормальную жизнеспособ-

ность, включая успешное размножение” (Шишкин, 1987, с. 79). Со временем тип организации становится все более и более устойчивым и способным компенсировать все более широкий спектр возмущений. Эти компенсаторные реакции обусловлены взаимодействием частей в рамках целого.

По мнению М.А. Шишкина (1987), диапазон спектра допустимых возмущений обуславливает степень сложности морфофизиологической организации: “... чем более хаотичны и непредсказуемы колебания факторов используемой среды обитания, тем выше требования к сложности самого организма, и, наоборот, чем среда однороднее, тем они меньше. Простыми (предсказуемыми) являются, в частности, колебания высокоупорядоченных внутриорганизменных сред, используемых паразитами, что и объясняет их тенденцию к дегенерации” (Шишкин, 1987, с. 79). Таким образом, утверждение о связи морфофизиологического прогресса и регресса со сложностью среды является следствием центрального положения ЭТЭ. По сравнению с СТЭ, в рамках которой отрицается наличие механизмов, обуславливающих усложнение морфологической организации (Reif et al., 2000), в ЭТЭ предлагается простой способ объяснения ее усложнения.

Формирование нового признака в главных чертах описывается следующим образом. При изменении среды происходит увеличение фенотипической изменчивости. В новых условиях адаптивное преимущество получает один из вариантов модификационного спектра. Со временем “...морфогенез признака автономизируется, т.е. становится все более независимым от внешних факторов, благодаря установлению регулирующих связей (корреляций) с другими морфогенезами” (Шишкин, 1981, с. 43). Итак, устойчивость развития повышается путем автономизации онтогенеза, т.е. путем замены внешних факторов внутренними. Следует подчеркнуть, что “... среда выступает прямо или косвенно (через посредство функций) как детерминирующий фактор развития” (Шишкин, 1981, с. 43). Таким образом, по мнению М.А. Шишкина, именно изменение среды запускает процесс формирования нового признака. Так, он (Шишкин, 1981, с. 46) возражает против выделения К.Х. Уоддингтоном “эндогенных адаптаций”, происхождение которых нельзя представить путем влияния внешних факторов.

Исходя из первого постулата ЭТЭ, данная точка зрения М.А. Шишкина последовательна и логична: изменение развития начинается с конечной стадии онтогенеза и распространяется на более ранние стадии. Если допустить, что изменение может начинаться с какой-то предшествующей стадии и обуславливаться эндогенными (внутренними) факторами, то отсутствуют логические препятствия для

признания начала изменения с еще более ранних стадий, вплоть до генома. А тогда ЭТЭ будет представлять собой лишь вариант СТЭ, в котором допускается, что изменение развития может начинаться с любой стадии онтогенеза, а не только с генома.

Положение, что именно внешние факторы запускают изменение развития, логично также и в другом отношении. Фактически принятие возможности изменения развития на стадиях онтогенеза, предшествующих конечной, означает признание эволюции онтогенеза путем девиации, что М.А. Шишкин (1981, с. 39, 53) категорически отрицает. Таким образом, в рамках ЭТЭ, если ее противопоставлять СТЭ, может быть допущено признание только внешних факторов, запускающих изменение развития.

В принципе сказанного достаточно для понимания того, как происходит закрепление нового признака в эволюции. Организмы являются целостными объектами, онтогенез представляет собой эквифинальный (целенаправленный) процесс, поэтому для автономизации онтогенеза достаточно наличия интегративного фактора. В рамках системных представлений интегративным фактором может быть только внутренний агент, в качестве которого рассматривается морфогенетическое поле (Шишкин, 2006).

Однако в рамках ЭТЭ вводится также внешний агент, обуславливающий стабилизацию (автономизацию) онтогенеза: "...селективный механизм создания наследственных признаков описывается ею [ЭТЭ – А.П.] как накопление генетических изменений в пределах, допускающих осуществление отбираемого фенотипа (Шмальгаузен, 1941, 1982), или как генетическая ассимиляция адаптивных признаков (Waddington, 1953, 1957). В соответствии с этим сырой материал эволюции должны составлять *неустойчиво наследуемые* изменения, т.е. те, которые могут быть охарактеризованы как дарвиновская неопределенная изменчивость. Согласно И.И. Шмальгаузену (1968а), это лабильные неадаптивные морфозы (модификации) нормы, осуществляемые на гетерогенной основе. Таким образом, созидательная роль отбора заключается в стабилизации первично неустойчивых типов онтогенетических реакций" (Шишкин, 1984а, с. 119), а "...эволюция рассматривается здесь как плата за репарацию онтогенетической устойчивости живой системы, а естественный отбор – как способ поиска ею нового равновесия взамен утраченного" (Шишкин, 2006, с. 181). Фактически тем самым вводится еще одна "сущность", обуславливающая автономизацию онтогенеза. Таким образом, проблема привлечения двух сущностей для объяснения одного явления, видимо, сторонниками ЭТЭ даже не осознается.

Проблема устойчивости признаков – это важная эволюционная проблема. Следует заметить, что признаки сами по себе бывают разными по выражению, соответственно разными по уровню изменчивости (нестабильности), что никак не учитывается в рамках ЭТЭ. Например, такой признак, как отсутствие/наличие цементной выстилки во входящих углах коренных зубов некоторых грызунов, фактически включает всего одно состояние, если не считать отсутствие цемента за нулевое состояние. Таким образом, для этого признака изменчивость в принципе нехарактерна. Достаточно высоким уровнем изменчивости характеризуются метрические (размерные) признаки, однако они не обнаруживают "наклонности" к стабилизации. Вполне очевидно, что количество признаков, удовлетворяемых модели эволюционного цикла, в котором чередуются фазы дестабилизации и стабилизации, ограничено. Однако в рамках ЭТЭ этот факт никак не оговаривается и тем самым предполагается, что данная модель приложима ко всем признакам.

Дестабилизация некоторых признаков установлена экспериментально (Беляев, 1974; Шапошников, 1978). В данном случае интерес представляет таксономический вес признаков, у которых увеличился диапазон изменчивости. Так, в экспериментах по доместикации лисицы получен спектр форм, главными чертами которых можно рассматривать наличие таких состояний признаков, как пегость, коротконогость, вислоухость, причем выявлен параллелизм полученных форм с аналогичными формами, имеющимися у домашней собаки и других домашних зверей (Беляев, Трут, 1989). Однако в результате этих опытов новые виды не были получены, и различные формы лисицы составляют один вид, как и разнообразные породы домашней собаки также составляют один вид. Получается, что признаки, которые подверглись дестабилизации в ходе данных экспериментов, обладают крайне низким таксономическим весом.

Так как экспериментально другой вид получен в ходе опытов Г.Х. Шапошникова (1978), хотя он и оказался конспецифичным уже имеющемуся естественному виду, то следует поставить вопрос: какие условия должны быть в наличии, чтобы сформировался новый вид? В какой-то степени ответ на этот вопрос содержится в представлениях А.П. Расницына об адаптивном компромиссе.

Метафора адаптивного компромисса

С точки зрения А.П. Расницына (1987, 2002), организм является системой, сформировавшейся на основе "максимальной оптимизации всех адаптивных функций", достигнутой путем наход-

дения компромисса между ними. Такая сбалансированная организация рассматривается как очень устойчивая, причем эта устойчивость, по мнению А.П. Расницына (1987, с. 54), является "...следствием теории систем, в частности, того ее утверждения, что ни одна система не может быть оптимизирована одновременно более чем по одному параметру". Сложившуюся таким образом организацию очень трудно перестроить. По мнению А.П. Расницына, именно это обуславливает некоторые характерные черты эволюционного процесса, в частности, его неравномерность, а также дискретность таксономических групп.

Перестройка организации возможна при определенных условиях, например при пониженных конкурентных отношениях, характерных для островных биоценозов (Шварц, 1980). В таких условиях 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, т.е. в условиях существования, аналогичных островным.

Смягчение условий существования необходимо для преодоления устойчивости сбалансированной организации, так как переход в новое состояние возможен лишь в случае дестабилизации. По мнению А.П. Расницына (1987), в стадии дестабилизации адаптивность формы снижается, поэтому в жестких конкурентных условиях она вымирает. Но в мягких ценотических условиях при ослабленных требованиях к уровню приспособленности вполне достижимо новое состояние. Иными словами, для появления новой формы необходима свободная экологическая ниша, которая появляется либо при вымирании вида, занимавшего ее, либо при переходе эволюирующей формы в новую экологическую зону, либо при вселении особей в биоценозы со свободными нишами.

Итак, согласно взглядам А.П. Расницына, адаптивный компромисс является тормозом эволюционных преобразований. Следовательно, как замечает сам А.П. Расницын (2002), 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 (Расницын, 1987) – более высокой скоростью эволюции характеризуются таксоны, включающие сложно устроенные организмы. В качестве возможного решения обнаруженного проти-

ворочия между теорией и эмпирией А.П. Расницын (1987) предлагает следующее. Концепция адаптивного 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 глубоко, целостном преобразовании организации возврат к объективно прежней ситуации измененная система субъективно воспримет как совершенно новую ситуацию, требующую соответствующих, т.е. 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).

Так как, согласно утверждению М.А. Шишкина (2006), *приспособленность* и *устойчивость* являются синонимами, а, согласно утверждению А.П. Расницына (1987, 2002), адаптивный компромисс является тормозом эволюционных преобразований, то собственно эволюция, т.е. процесс возникновения новизны, оказывается неадаптивным, а в случае сложных форм – включать меньший броуновский компонент. Надо сказать, что представления А.П. Расницына (2002) о ходе эволюции являются более сложными. Так, им в процессе становления новой организации выделяется три последовательных этапа: "инадаптация – эвадптация – стазис", причем первые два этапа, по его мнению, протекают очень быстро, а стазис может длиться неопределенно долго, пока изменение условий не принудит данную организацию к изменению или вымиранию.

В результате анализа представлений М.А. Шишкина о стабильности онтогенеза и А.П. Расницына об адаптивном компромиссе складывается впечатление, что, по их мнению, эволюционное изменение – это редкая случайность, так как адаптивный компромисс жестко держит организацию в стабильных рамках. Однако палеонтологическая летопись свидетельствует, что начальные этапы филогенеза практически всех групп, хорошо изученных в данном отношении, характеризуются "взрывным" видообразованием. Такая ситуация говорит скорее не в пользу представлений М.А. Шишкина и А.П. Расницына.

Элементарный эволюционный цикл

Попытка выделения постулатов ЭТЭ была проделана Д.Л. Гродницким (2001, 2002), хотя отдельные положения теории не были сформулированы им в четкой форме. Естественно в таком случае имеется возможность для различного толкования основных утверждений, поэтому нижеизложенное не может претендовать на точное воспроизведение представлений Д.Л. Гродницкого, тем более при критическом подходе, развиваемом в данной статье. Он рассматривает эволюцию как *процесс преобразования таксонов*; считает, что таксоны представляют собою группы фенотипов и тогда теория эволюции должна объяснять *переход из одного фенотипического состояния в другое*. Устойчивость фенотипов к изменениям обуславливает дискретность таксонов. Основным понятиям ЭТЭ Д.Л. Гродницкий дает следующие определения.

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 этих зигот, называется *креодом*, а дефинитивное состояние – *стандартным фенотипом*. Траектории, по которым осуществляется развитие, заканчивающиеся фенотипом, отличным от стандартного, обозначаются как *дополнительные траектории*, хотя Д.Л. Гродницкий (2002) рассматривает их как ответвления креода, что совершенно справедливо. Развитие по дополнительным траекториям приводит к онтогенетическим абберациям, терминологически обозначаемым как *морфозы*. Креод с дополнительными траекториями (совокупность траекторий развития) называется *эпигенетическим ландшафтом*.

Здесь совершенно необходимо сделать пару замечаний. Во-первых, так как фенотип в целом невозможно описать, не выделив отдельных свойств, то эпигенетический ландшафт, понимаемый как модель потенциальных путей развития *организма в целом* (Шишкин, 1988а), не формализуем и поэтому не применим для фактологического описания. Однако можно рассматривать его частные варианты, моделирующие развитие отдельных признаков. Терминологически такой вариант можно обозначить как *морфогенетический ландшафт*. Именно такое толкование эпигенетического ландшафта дается М.А. Шишкиным при описании перестройки системы развития (см. следующий раздел). Во-вторых, эпигенетический ландшафт описывает пространство возможных развитий совокупности зигот, которое является видоспецифическим (Шишкин, 1987), поэтому морфогенетические ландшафты

разных видов должны различаться по характеру своей структуры хотя бы по одному признаку.

Морфозы появляются в результате нарушений развития, причем, по мнению Д.Л. Гродницкого (2002), нарушающие факторы могут быть как внешние (*фенокопии*), так и внутренние (*генокопии*). Эта точка зрения совершенно не соответствует представлениям М.А. Шишкина, который в своей первой теоретической работе (Шишкин, 1981) однозначно высказался в пользу исключительно внешних факторов, обуславливающих перестройку развития (см. выше). Позднее первоначальная точка зрения получила подтверждение: "...среда выступает прямо или косвенно (через посредство функции) как детерминирующий фактор развития. По мере того как новый признак приобретает значение оптимальной адаптации для любого варианта нормальных условий, его развитие становится все более независимым от специфических внешних стимулов, благодаря установлению регуляторных взаимосвязей с другими формообразовательными процессами, составляющими нормальный онтогенез. Реализация адаптивного изменения становится, таким образом, неотъемлемой составной частью осуществления фенотипической нормы как целого. В итоге становление новой элементарной адаптации есть процесс замены внешних факторов ее развития внутренними" (Шишкин, 1988б, с. 175). Собственно говоря, утверждение Д.Л. Гродницкого о внешних и внутренних факторах развития противоречит последующему тексту, в котором утверждается, что "...эпигенетическая теория рассматривает эволюцию как процесс преобразования онтогенеза под влиянием изменений, происходящих в окружающей среде" (Гродницкий, 2002, с. 63). Им дается следующая схема *элементарного эволюционного цикла*. Изменение среды (условий развития) приводит к появлению морфозов, что выражается в увеличении внутривидовой изменчивости. В дальнейшем морфоз, адаптивный в новых условиях, генетически ассимилируется, что сопровождается сокращением изменчивости популяции и превращением морфоза в новый стандартный фенотип.

Как уже говорилось, постулаты ЭТЭ четко не обозначены Д.Л. Гродницким (2002), хотя, если судить по названию разделов шестой главы его работы, именно в этой главе должны обсуждаться разные постулаты ЭТЭ. Однако содержание шестой главы посвящено подробному описанию элементарного эволюционного цикла, причем основные положения, которые можно выделить, не равноценны вышеприведенным формулировкам постулатов.

Первое положение, характеризующее главные черты элементарного эволюционного цикла, мож-

но 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 таксонов было бы невозможным.

Второе положение, на мой взгляд, можно сформулировать так: *действие новых условий развития на морфогенез обуславливает дестабилизацию фенонфона*. Это состояние рассматривается в качестве стадии эволюционного цикла. Однако особенности этой фазы описываются достаточно неопределенно. Во-первых, "...в природной обстановке смещение условий среды за порог нормального реагирования происходит достаточно постепенно и имеет сперва небольшие масштабы; поэтому и модификационные аномалии, соответствующие индивидуальным генотипам, должны быть вначале незначительными и затрагивать лишь поздние стадии развития" (Шишкин, 1981, с. 43–44). Из этого утверждения следует, что морфозы не следует рассматривать как необычные, "монстрозные" фенотипы, значительно отличающиеся от стандартного. Конечно, в редких случаях могут реализоваться и монстры, но их значение для эволюции должно быть пренебрежительно малым.

Во-вторых, "...при переходе популяции в экстремальные условия ее система развития дестабилизируется и вместо реализации прежней нормы переходит к беспорядочным и неустойчивым индивидуальным флюктуациям" (Шишкин, 1987, с. 110). В данном случае стоит заметить, что из гипотезы адаптивного компромисса А.П. Расницына (1987) следует возможность увеличения диапазона изменчивости лишь небольшого количества признаков. Так как эволюция, согласно определению Д.Л. Гродницкого, – это *процесс преобразования таксонов*, то признаки новой формы, которая, очевидно, будет представлять собою новый таксон, стабилизируемые в ином диапазоне нормы реакции, будут демонстрировать ее отличия от предыдущей формы.

Следующим шагом в перестройке организации, по мнению Д.Л. Гродницкого (2002), должна быть *генетическая ассимиляция морфоза*, адаптивного в новых условиях. Однако данное утверждение основано на результате интерпретации лабораторных экспериментов К.Х. Уоддингтона (описание см. Шишкин, 1984а, с. 128–129; 1987, с. 99; 1988а, с. 158; Гродницкий, 2002, с. 70–71). Условия эксперимента К.Х. Уоддингтона отличались от условий, необходимых для *образования новой формы*, т.е. на-

личия свободной экологической ниши (Расницын, 1987). Кстати, данное условие было соблюдено в опытах Г.Х. Шапошникова (1978). Эксперименты К.Х. Уоддингтона проводились с иной целью, а именно, для *создания устойчивости отдельной траектории эпигенетического ландшафта*. Собственно говоря, эта цель и была достигнута, но новый таксон в данных условиях не появился, в отличие от экспериментов Г.Х. Шапошникова. Поэтому утверждение, что результаты опытов К.Х. Уоддингтона на создание устойчивости новой траектории эпигенетического ландшафта подкрепляют предположение о механизме стабилизации онтогенеза особой образующегося таксона, не обосновано.

Если рассуждать логично, то для стабилизации новой формы положение о генетической ассимиляции не требуется. В самом деле, *при изменении условий существования* будут появляться морфозы, причем "...одни и те же изменения среды развития вызывают образование одних и тех же морфозов" (Гродницкий, 2002, с. 79). Учитывая вышесказанное, можно утверждать, что основная доля будет принадлежать новой модальности 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. Со временем произойдет автономизация онтогенеза (оптимизация нового креода), обусловленная действием целостного фактора. Таким образом, целостный фактор (морфогенетическое поле) является стабилизирующим механизмом. Положение о генетической ассимиляции необходимо лишь в том случае, если *условия существования не изменялись*.

Очередным этапом эволюционного цикла, по мнению Д.Л. Гродницкого (2002), является *эвадaptация*. Следует заметить, что сфера приложения понятий *инадaptация* и *эвадaptация* в рамках ЭТЭ совсем иная, хотя употребляются они в смысле, сходном с первоначальным. Так, В.О. Ковалевский (цит. по изд. 1960 г.) под *инадaptацией* понимал одностороннее (простое) изменение морфологической структуры, не сопровождающееся изменением других структур, связанных с ней. Он противопоставлял *инадaptацию* сложным, многосторонним, гармоничным изменениям морфологической структуры. Таким образом, *инадaptация* и *адаптация* (*эвадaptация*) демонстрируют разные способы преобразования одной и той же морфологической структуры (признака). Соответственно ин- и *эвадaptивные* изменения характеризуют разные группы, но существовать как те, так и другие могут миллионы лет, т.е. стадия стазиса присуща как *эв-*, так и *инадaptивной* группе. Однако опознать *ина-*

даптивную группу можно только *post factum*, когда она вымирает и замещается другой родственной группой, считающейся эвадаптивной (Расницын, 1986). В определенной степени данное утверждение подкрепляется эмпирическими данными, т.е. в филогенетическом развитии большинства таксонов можно выделить две фазы расцвета, причем 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).

В рамках ЭТЭ (Расницын, 1987, 2002; Гродницкий, 2002) понятия инадаптация и эвадаптация характеризуют стадии формирования одного таксона, причем они быстро протекают и завершаются стабильностью. Так как морфозы считаются инадаптивными (Гродницкий, 2002), то появление морфозов в начале стадии дестабилизации рассматривается как проявление инадаптивного этапа формирования таксона. Следующая стадия – автономизация онтогенеза – рассматривается как проявление эвадаптивного этапа, завершающегося стабильностью. Приводимые Д.Л. Гродницким (2002) примеры в данном случае неуместны, так как они касаются *разных признаков*. Разберем один пример, касающийся адаптации полевок к горным условиям (Шварц, 1980). Особи из низкогорных популяций равнинных видов полевок *Clethrionomys rutilus* и *C. glareolus* реагируют на недостаток кислорода *увеличенным размером сердца*, что рассматривается как проявление инадаптивного этапа. У особей высокогорного вида *C. frater* сердце обычных размеров, однако они характеризуются более *высоким уровнем гемоглобина к кислороду*, что рассматривается как показатель оптимизации организации, т.е. проявление эвадаптивного 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 различию особей данных трех видов? Ответы на эти вопросы в работе Д.Л. Гродницкого отсутствуют.

В рамках ЭТЭ ставится задача – смоделировать изменение признаков в процессе таксонообразования или, выражаясь словами Д.Л. Гродницкого, описать *переход из одного фенотипического состояния в другое*. Согласно основным положениям теории М.А. Шишкина, стабилизированный в одном диапазоне нормы реакции признак предковой формы при изменении условий существования дестабилизируется, а затем стабилизируется в ином диапазоне нормы реакции, присущей потомку:

“...каждый элементарный шаг в изменении адаптивной организации является результатом двух событий: 1) дестабилизации прежнего фенотипа, ведущей к отклонениям позднего онтогенеза (повышению изменчивости) и 2) стабилизации одного из таких отклонений в качестве новой нормы” (Шишкин, 1988б, с. 209). Примеры, иллюстрирующие именно такой ход таксонообразования, в работе Д.Л. Гродницкого (2002) отсутствуют.

МОДЕЛЬ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОГО ЛАНДШАФТА КАК ОСНОВА МЕТОДИКИ УСТАНОВЛЕНИЯ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ

Для развития теории необходима проверка ее положений на эмпирическом материале. Прямая (экспериментальная) проверка эволюционных теорий связана со значительными сложностями. В отношении видообразования в настоящее время успешными можно признать эксперименты по гибридизации, главным образом, культурных растений. Помимо создания различных новых сортов несомненными достижениями являются ресинтез культурной сливы и создание рафанобрасики – таксонов, полученных экспериментально. Однако в результате гибридизации путем комбинации двух уже существующих *фенотипических состояний* получается третье. *Переход из одного фенотипического состояния в другое*, сопровождающийся видообразованием, экспериментально продемонстрирован Г.Х. Шапошниковым (1978), что фактически следует рассматривать как единственное прямое свидетельство появления новизны в эволюции. Однако для развития теории единичного эксперимента явно недостаточно, поэтому следует использовать косвенные данные, главным образом, сравнительного характера. Важнейшее значение в данном случае приобретают методики, позволяющие упорядочить данные в свете принятой теории.

Так как в рамках ЭТЭ постулируется неравномерность темпов эволюции, то применять методики, разработанные в рамках СТЭ, например, различные алгоритмы, вычисляющие степень дивергенции популяций, не имеет смысла. Фактически пригодной для формализации остается лишь модель эпигенетического ландшафта, точнее, ее морфогенетический вариант (Шишкин, 1984а, рис. 4; Шишкин, 1987, рис. 7; Шишкин, 1988а, рис. 26; Shishkin, 1992, fig. 1). Реализация исходной модели основана на необходимости исследования онтогенеза, что представляет значительную техническую сложность и поэтому реконструкция эпигенетического ландшафта практически нереальна. Однако возможна

реконструкция проекции эпигенетических связей на пространство морфогенетического спектра, так как в этом случае для анализа пригодны выборки особой дефинитивных стадий онтогенеза.

Мной разработана методика построения эпигенетического паттерна путем анализа встречаемости разных вариантов билатерального признака (Поздняков, 2007). Основная идея методического подхода заключается в том, что проявления признака на правой и левой сторонах обусловлены одним генотипом. Наличие разных вариантов билатерального признака для одной особи означает, что они сформировались в процессе развития и их появление обусловлено эпигенетическими причинами. На этой основе можно построить проекцию эпигенетических связей между вариантами на структуру модификационного спектра. Полученную схему можно обозначить термином *эпигенетический паттерн*.

Если исходить из модели эпигенетического ландшафта М.А. Шишкина, то эпигенетические паттерны какого-либо признака в стадии стазиса и дестабилизации (видообразования) должны иметь различное выражение. В первом случае в центре схемы должен находиться вариант (стандартный фенотип), преобладающий по частоте и символизирующий креод. Со стандартным фенотипом должны быть связаны остальные модальности признака. В случае дестабилизации, если основываться на рисунке, приводимом М.А. Шишкиным (1984а, рис. 4б, в) для эпигенетического ландшафта, то на определенном этапе должны присутствовать два варианта (фенотипа), встречающиеся примерно со сходной частотой и символизирующие старый и новый креоды, а также повышенное количество абберрантных модусов, связанных с преобладающими вариантами. Учитывая, что ныне существующие виды полевоцых возникли на протяжении промежутка от 700 до 15 тыс. лет назад (Громов, Поляков, 1977; Chaline, Mein, 1979), то, исходя из представлений о быстротечности фазы дестабилизации, структура морфотипического паттерна полевоцых должна соответствовать схеме эпигенетического паттерна в период стазиса.

Анализ билатеральной встречаемости морфотипов первого нижнего (M_1) и третьего верхнего (M^3) коренных зубов двенадцати видов серых полевок *Microtus s. lato*, относящихся к шести под родам, показал, что предполагаемой картине эпигенетического паттерна в период видового стазиса соответствует структура изменчивости всего нескольких видов (четыре схемы из двадцати четырех). В этих случаях в центре схемы находится морфотип с частотой свыше 50%, с которым связаны практически все остальные морфотипы. Остальные виды серых полевок характеризуются более сложными струк-

турами изменчивости, причем на большинстве схем морфотипы располагаются в одной плоскости. Асимметричные связи морфотипов образуют решетку, причем вертикальные связи отражают усложнение лабиальной стороны зуба, а горизонтальные – лингвальной. Структуры изменчивости некоторых видов полевок характеризовались трехмерными схемами, плоскости которых представлены морфотипами, отражающими варианты дифференциации передней непарной петли в пределах одного класса замкнутых полей (Поздняков, 2005, 2007).

Рассматриваемый в качестве предкового вида для большинства видов серых полевок *Microtus (Allophajomys) pliocaenicus Kormos* (Chaline, Mein, 1979; Агаджанян, Яценко, 1984; Chaline et al., 1999) характеризуется более простыми морфотипами, чем современные формы (Топачевский, Скорик, 1977; Rabeder, 1981; Маркова, 1982; Агаджанян, Ербаева, 1983; Смирнов и др., 1986; Рековец, 1994). Усложнение жевательной поверхности коренных зубов современных форм заключается в увеличении количества призм, которое осуществляется за счет дифференциации передней непарной петли M_1 и задней непарной петли M^3 и дальнейшего замыкания лопастей или зубцов в отдельные призмы. Фактически такое усложнение выражается в увеличении количества замкнутых треугольников. При увеличении спектра изменчивости количество появляющихся морфотипов ограничивается именно такой конструкцией зубов, поэтому большинство рассмотренных видов полевок характеризуется сходными структурами изменчивости.

Палеонтологические данные (Rabeder, 1981; Топачевский, Несин, 1989; Тесаков, 2004) свидетельствуют о том, что высокий спектр изменчивости сохраняется на протяжении сотен тысяч лет, фактически в течение всего времени существования вида. Таким образом, имеющиеся эмпирические данные свидетельствуют против положения ЭТЭ о сокращении изменчивости и стабилизации фенотипа после завершения видообразования. Конечно, можно предположить, что морфотипическая изменчивость полевок представляет некое исключительное явление, поэтому было бы крайне интересно проверить, как обстоит дело со структурой билатеральной изменчивости в других группах организмов (Захаров, 1987). В отношении проверки положений ЭТЭ интерес представляют вариабельные билатеральные признаки, имеющие таксономический вес не ниже видового ранга. В частности, у насекомых к таким признакам относятся характер жилкования крыльев (Celis, Diaz-Benjumea, 2003; Pither, Taylor, 2000), характер окраски крыльев (Beldade, Brakefield, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В качестве характерной черты развития органического мира можно рассматривать появление новизны. Иными словами, жесткий преформизм в смысле детерминированности развития (Любищев, 1982) в эволюции невозможен. Из этого утверждения вытекают два важнейших следствия. Во-первых, любая эволюционная теория должна быть эпигенетической по своему характеру и в этом отношении ЭТЭ является перспективной теорией. Во-вторых, любая эволюционная теория в состоянии обеспечить низкий уровень предсказуемости, соответственно эволюционные закономерности имеют нечеткий характер, как правило, в форме тенденций.

В теоретическом отношении в ЭТЭ совершенно не проработана концепция таксона, хотя, по мнению А.П. Расницына (2002), такая возможность просматривается в рамках синтеза ЭТЭ и типологических представлений. Таким образом, проблемы макроэволюции, являющиеся основной целью теорий, претендующих на альтернативу СТЭ, остаются за рамками задач, решаемых ЭТЭ. Получается, что ЭТЭ нацелена на объяснение эволюции той же группы объектов, что и СТЭ, однако эти две теории используют различные методологические подходы. Поэтому трактовать отношения между ними можно двояко. Во-первых, так как потенциальная эмпирическая область приложения данных теорий фактически является одинаковой, то СТЭ и ЭТЭ можно рассматривать как альтернативные теории. Во-вторых, применение противоположных методологических подходов (редукционного и целостного) позволяет рассматривать эти теории как дополняющие друг друга.

В настоящее время количество сторонников ЭТЭ гораздо меньше, чем сторонников СТЭ. Главная причина низкой популярности ЭТЭ заключается в отсутствии методик, позволяющих интерпретировать фактический материал с позиции данной теории. Такие методики дают возможность, с одной стороны, расширить эмпирическую область приложения теории, а с другой – корректировать утверждения теории и следствия из них. Таким образом, именно наличие методик является необходимым условием для развития теории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А.К., Ербаева М.А., 1983. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М.: Наука. 189 с.
- Агаджанян А.К., Яценко В.Н., 1984. Филогенетические связи полевок Северной Евразии // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 22. С. 135–190.

- Беляев Д.К., 1974. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Вып. 2. Л.: Наука. С. 76–84.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н., 1989. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука. С. 155–169.
- Блауберг И.В., 1997. Проблема целостности и системный подход. М.: Эдиториал УРСС. 448 с.
- Воронцов Н.Н., 1978. 10 постулатов СТЭ // Знание – сила. № 9. С. 21–30.
- Воронцов Н.Н., 1980. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д.И. Менделеева. Т. 25. № 3. С. 295–314.
- Воронцов Н.Н., 1984. Теория эволюции: истоки, постулаты, проблемы. М.: Знание. 64 с.
- Воронцов Н.Н., 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АБФ. 640 с.
- Гайсинович А.Е., 1961. К.Ф. Вольф и учение о развитии организмов (в связи с общей эволюцией научного мировоззрения). М.: Изд-во АН СССР. 548 с.
- Грант В., 1980. Эволюция организмов. М.: Мир. 407 с.
- Гродницкий Д.Л., 2001. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 2. С. 99–109.
- Гродницкий Д.Л., 2002. Две теории биологической эволюции. Саратов: Науч. книга. 160 с.
- Громов ИМ., Поляков И.Я., 1977. Полевки фауны СССР // Млекопитающие. Т. 3. Вып. 8. Л.: Наука. 504 с.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука. 216 с.
- Захаров В.М., 2001. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. № 3. С. 164–168.
- Кимура М., 1985. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир. 398 с.
- Ковалевский В.О., 1960. Собрание научных трудов. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР. 350 с.
- Корочкин Л.И., 2006. Что такое эпигенетика // Генетика. Т. 42. № 9. С. 1156–1164.
- Красилов В.А., 1986. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 138 с.
- Лима-де-Фариа А., 1991. Эволюция без отбора: автоэволюция формы и функции. М.: Мир. 455 с.
- Любищев А.А., 1973. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Т. 3 / Под ред. Воронцова Н.Н. Новосибирск: Наука. С. 31–56.
- Любищев А.А., 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 278 с.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б., 1998. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 273. М.: ГЕОС. 318 с.
- Маркова А.К., 1982. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. М.: Наука. 184 с.
- Назаров В.И., 2005. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М.: КомКнига. 520 с.

- Поздняков А.А., 2005. Структура морфотипической изменчивости M^3 серых полевок (*Microtus Schrank*, 1798) // Систематика, палеонтология и филогения грызунов /Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 306. СПб.: Зоол. ин-та РАН. С. 102–115.
- Поздняков А.А., 2007. Структура морфотипической изменчивости серых полевок (*Microtus: Rodentia, Arvicolidae*) с точки зрения эпигенетической теории эволюции // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 4. С. 416–424.
- Попов И.Ю., 2005. Ортогенез против дарвинизма. Историко-научный анализ концепций направленной эволюции. СПб.: Изд-во СПб. ун-та. 207 с.
- Расницын А.П., 1986. Инадаптация и эвадаптация // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–7.
- Расницын А.П., 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоэволюционные кризисы. М.: Наука. С. 46–64.
- Расницын А.П., 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Рос. энтомол. о-ва. Т. 73. С. 1–108.
- Раутиан А.С., 1993. О природе генотипа и наследственности // Журн. общ. биологии. Т. 54. № 2. С. 131–148.
- Рековец Л.И., 1994. Мелкие млекопитающие антропогена юга Восточной Европы. Киев: Наук. думка. 371 с.
- Симпсон Дж.Г., 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит. 358 с.
- Словарь русского языка, 1982 / Под ред. Евгеньевой А.П. 2-е изд. испр. и доп. Т. 2. М.: Русский язык. 736 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В., 1986. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука. 145 с.
- Спенсер Г., 1899. Основания биологии. Т. 1. СПб.: Изд. Иогансона. 456 с.
- Татаринов Л.П., 2007. Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 3. С. 165–169.
- Тесаков А.С., 2004. Биостратиграфия среднего плиоцена-эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М.: Наука. 247 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В., 1977. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 297 с.
- Топачевский В.А., Скорик А.Ф., 1977. Грызуны раннетаманской фауны тилигульского разреза. Киев: Наук. думка. 252 с.
- Топачевский В.А., Несин В.А., 1989. Грызуны молдавского и ханчовского фаунистических комплексов котловинского разреза. Киев: Наук. думка. 136 с.
- Уоддингтон К.Х., 1970. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. М.: Мир. С. 11–38.
- Филипченко Ю.А., 1923. Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М.: Изд. Сабашниковых. 287 с.
- Чайковский Ю.В., 1992. Познавательные модели, плюрализм и выживание // Путь. № 1. С. 62–108.
- Шапошников Г.Х., 1978. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Журн. общ. биологии. Т. 39. № 1. С. 15–33.
- Шварц С.С., 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Шишкин М.А., 1981. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биологии. Т. 42. № 1. С. 38–54.
- Шишкин М.А., 1984а. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т. 15. № 2. С. 115–136.
- Шишкин М.А., 1984б. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (еще раз об эволюционной роли модификаций) // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука. С. 196–216.
- Шишкин М.А., 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоэволюционные кризисы. М.: Наука. С. 76–124.
- Шишкин М.А., 1988а. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 142–169.
- Шишкин М.А., 1988б. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 169–209.
- Шишкин М.А., 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. Т. 37. № 3. С. 179–198.
- Шмальгаузен И.И., 1941. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 2. № 3. С. 307–354.
- Шмальгаузен И.И., 1968а. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука. 223 с.
- Шмальгаузен И.И., 1968б. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука. 451 с.
- Шмальгаузен И.И., 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука. 383 с.
- Эшби У.Р., 1959. Введение в кибернетику. М.: Изд-во иностр. лит. 432 с.
- Эшби У.Р., 1962. Конструкция мозга. М.: Изд-во иностр. лит. 398 с.
- Beldade P., Brakefield P.M., 2003. Concerted evolution and developmental integration in modular butterfly wing patterns // *Evol. Dev.* V. 5. № 2. P. 169–179.
- Brunnander B., 2007. What is natural selection? // *Biol. Phil.* V. 22. P. 231–246.
- Cells J.F., Diaz-Benjumea F.J., 2003. Developmental basis for vein pattern variations in insect wings // *Int. J. Dev. Biol.* V. 47. P. 653–663.
- Chaline J., Mein P., 1979. Les rongeurs et l'évolution. Paris: DOIN. 235 p.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Montuire S., Vlriot L., Courant P., 1999. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data // *Ann. zool. Fennici.* V. 36. P. 239–267.
- Debat V., David P., 2001. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability // *Trends ecol. evol.* V. 16. № 10. P. 555–561.
- Eldredge N., Gould S.J., 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism // *Models in Paleobiology* / Ed. Schopf T.J.M. San Francisco: Freeman. P. 82–115.
- Eldredge N., Thompson J.N., Brakefield P.M., Gavrillets S., Jablonski D., Jackson J.B.C., Lenski R.E., Lieberman B.S., McPeck M.A., Miller W., 2005. The dynamics of evolutionary stasis // *Paleobiology.* V. 31. № 2. P. 133–145.
- Forber P., 2005. On the explanatory roles of natural selection // *Biol. Phil.* V. 20. P. 329–342.

- Gavrilets S.*, 2003. Models of speciation: what have we learned in 40 years // *Evolution*. V. 57. № 10. P. 2197–2215.
- Gavrilets S., Acton R., Gravner J.*, 2000. Dynamics of speciation and diversification in a metapopulation // *Evolution*. V. 54. № 5. P. 1493–1501.
- Ghiselin M.T.*, 1974. A radical solution to the species problem // *Syst. Zool.* V. 23. P. 536–544.
- Gilbert S.F.*, 1991. Epigenetic landscaping: Waddington's use of cell fate bifurcation diagrams // *Biol. Phil.* V. 6. P. 135–154.
- Gould S.J., Eldredge N.*, 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // *Paleobiology*. V. 3. № 2. P. 115–151.
- Hahlweg K.*, 1981. Progress through evolution? An inquiry into the thought of C.H. Waddington // *Acta biotheor.* V. 30. P. 103–120.
- Haig D.*, 2004. The (dual) origin of epigenetics // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. V. 69. P. 1–4.
- Hendry A.P., Kinnison M.T.*, 2001. An introduction to microevolution: rate, pattern, process // *Genetica*. V. 112–113. P. 1–8.
- Hull D.L.*, 1978. A matter of individuality // *Phil. Sci.* V. 45. № 3. P. 335–360.
- Jablonka E., Lamb M.J.*, 2002. The changing concept of epigenetics // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* V. 981. P. 82–96.
- Kutschera U., Niklas K.J.*, 2004. The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis // *Naturwissenschaften*. V. 91. № 6. P. 255–276.
- Mayr E.*, 1987. The ontological status of species: scientific progress and philosophical terminology // *Biol. Phil.* V. 2. P. 145–166.
- Mayr E.*, 1988. The why and how of species // *Biol. Phil.* V. 3. P. 431–441.
- Morange M.*, 2002. The relations between genetics and epigenetics: A historical point of view // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* № 981. P. 50–60.
- Pither J., Taylor Ph.D.*, 2000. Directional and fluctuating asymmetry in the black-winged damselfly *Calopteryx maculata* (Beauvois) (Odonata: Calopterygidae) // *Can. J. Zool.* V. 78. P. 1740–1748.
- Rabeder G.*, 1981. Die Arvicoliden, (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich // *Beitr. Palaont. Österr.* Bd. 8. S. 1–373.
- Reif W.-E., Junker Th., Hoffeld U.*, 2000. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis // *Theory Biosci.* V. 119. P. 41–91.
- Shishkin M.A.*, 1992. Evolution as a maintenance of ontogenetic stability // *Acta Zool. Fennica*. V. 191. P. 37–42.
- Siegal M.L., Bergman A.*, 2002. Waddington's canalization revisited: Developmental stability and evolution // *PNAS*. V. 99. № 16. P. 10528–10532.
- Simons A.M.*, 2002. The continuity of microevolution and macroevolution // *J. Evol. Biol.* V. 15. P. 688–701.
- Vaupel Klein J.C.*, 1994. Punctuated equilibria and phyletic gradualism: even partners can be good friends // *Acta Biotheor.* V. 42. P. 15–48.
- Waddington C.H.*, 1953. Genetic assimilation of an acquired characters // *Evolution*. V. 7. P. 119–126.
- Waddington C.H.*, 1957. The strategy of the genes: a discussion of on some aspects of theoretical biology. L.: Allen and Unwin. 262 p.

A critique of the epigenetic theory of evolution

A. A. Pozdnyakov

Institute of Animal Systematics and Ecology, RAS, Siberian Division
 630091 Novosibirsk, ul. Frunze, 11
 e-mail: mammal@eco.nsc.ru

Comparison of fundamentals of the synthetic (STE) and the epigenetic (ETE) theories of evolution indicates that they presume different approaches to description of evolutionary process, STE presuming its mechanistic (reductional) description and ETE presuming its organismic (holistic) description. The following system of postulates can be suggested for ETE: evolutionary changes begin at the phenotype level, the species represents an elementary evolutionary unit, changes in developmental (ontogenetic) system represents an elementary evolutionary phenomenon, evolution is a non-uniform process. A balanced system of organization is very stable, as it is presumed by A.P. Rasnitsyn's metaphor of adaptive compromise, so emergence of a new taxon is possible due to destabilization stage under reduced competitive condition. Emergence of an evolutionary novelty is non-adaptive because of retarding effect of the adaptive compromise. An elementary evolutionary cycle includes the following phases: 1) destabilization, i.e. appearance of morphoses resulting from changes of environmental conditions (inadaptive phase), 2) stabilization via genetic assimilation of one of the morphoses (euadaptive phase), 3) stasis. However, genetic assimilation is not obligatory precondition. The notions of inadaptation and euadaptation differ from their original meanings of V.O. Kovalevsky. Empirical data provided by D.L. Grodnitsky do not support a postulated taxogenetic process, i.e. transition from one to another phenotypic stages, so applications of these notions to description of the phases of elementary evolutionary cycle are incorrect. More profound taxon concept as well as methodology of empirical interpretations are needed for further development of ETE.