

## ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Современная палеоботаника знает примеры длительного (десятки миллионов лет) существования видов ископаемых растений, причем не только формальных видов, установленных для отдельных дисперсных органов, но и более или менее полно реконструированных растений. Например, в карбоне Северной Америки древесные плауновидные со стволами *Lepidodendron discentricum* Felix etend. Di-Michele и фруктификациями типа *Achlamidocarpon varius* (Baxter) Taylor et Brack-Hanes существовали в течение всего среднего пенсильвания, то есть около 20 млн лет<sup>1</sup>. Этому давались различные объяснения. Предполагалось, что ранние этапы эволюции плауновидных «протекали гораздо быстрее и были сильнее канализованы»<sup>2</sup>. Указывалось на то обстоятельство, что константность форм является артефактом, связанным с избирательной сохранностью материала: изменения могли казаться признаками, недоступными наблюдению<sup>3</sup>.



Ян Паулуc Лотси

Помимо приведенных, существует еще одно возможное объяснение, исторически связанное с классической генетикой и теорией образования видов путем гибридизации, выдвинутой в 1912 году голландским ботаником и генетиком Яном Паулусом Лотси. Согласно этой теории, основанной на массовых опытных данных по скрещиванию, эволюция возможна или, по меньшей мере, мыслима и при постоянстве видов, которые возникают благодаря скрещиванию<sup>4</sup>. Ниже мы знакомим наших читателей с этой теорией в классическом изложении ее основателя.

Я.П. Лотси признавал заслуги Ч.Дарвина в развитии биологического эволюционизма, как и само существование естественного отбора, но считал последний консервативным фактором, который лишь ограничивает формообразование, отсекая или, наоборот, закрепляя те или иные вновь возникающие независимо от него наследственные вариации. Видообразование, по Лотси, идет полифилетически и политопно. Понятие гомологии, основанной на филогенетическом родстве, оказывается малосодержательным, поскольку такое родство в большинстве случаев едва ли может быть установлено.

Теория Я.П. Лотси не была признана ни при его жизни, ни в последующие годы, периодически подвергаясь критике, не всегда объективной. Не в последнюю очередь из-за идеи постоянства видов. Он имел всего одного, но, несомненно, выдающегося последователя – русского ботаника, фитогеографа и флориста Михаила Григорьевича Попова (1893–1955).

Между тем современная генетика подтверждает предполагавшийся Лотси способ видообразования, отрицая лишь его универсальность<sup>5</sup>. Показано, что гибридогенное видообразование широко распространено у растений<sup>6</sup>.

Для палеоботаники теория Я.П. Лотси интересна еще в одном отношении: с позиции самой возможности реконструкции филогении на уровне видов. Как отмечал Лотси, образование видов путем

<sup>1</sup> Этот и другие примеры см. в работе: Мейен С.В. Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М.: Недра, 1987]). – М.: ГЕОС, 2009. – С. 56 и сл.

<sup>2</sup> Там же, с. 57.

<sup>3</sup> Schopf T.J.M. Summary of a critical assessment of punctuated equilibria // Colloq. Int. CNRS. – 1983. – №330. – P. 51–54.

<sup>4</sup> «Когда природа разрешает скрещивания, начинается эволюция; когда скрещивания становятся невозможными, она приостанавливается» (Lotsy J.P. Evolution by means of hybridization. – Hague, 1926. – P. 99. Цит. по: Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: Смена эволюционной модели. – М.: КомКнига, 2005. – С. 292. В последней работе можно найти подробное изложение и взвешенную оценку теории Я.П. Лотси).

<sup>5</sup> См., напр.: Грант В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. – М.: Мир, 1991. – С. 263.

<sup>6</sup> См., напр.: Грант В. Видообразование у растений. – М.: Мир, 1984. – 528 с.

гибридизации приводит «к такой запутанности взаимных отношений, что выяснить происхождение и развитие одного какого-либо вида – задача совершенно безнадежная. Тем более что здесь при­мешивается и еще один фактор: исчезновение, благодаря естественному подбору, всех тех форм, которые при существующих условиях оказываются менее приспособленными. Это позволяет вос­создавать прошлое лишь в немногих и притом наиболее простых случаях» (см. ниже). Широта рас­пространения гибридогенного видообразования у растений ставит под большой вопрос многие фи­логении, полученные путем построения кладограмм, априорно предполагающих, что видообразова­ние происходит строго дивергентно.

Ян Паулус Лотси (1867–1931) родился в Додрехте (Нидерланды). Изучал ботанику в Сельскохозяйственном колледже Вагенингена (там же). Получил степень доктора философии в Гёттингенском университете (1891). В 1890–1895 годах работал доцентом в университете Джона Хопкинса (Балтимор, США). В последующие годы проводил ботанические исследования на о. Ява (1895–1900). Вернувшись на родину, в 1904–1909 годах занимал должность доцента по ботанической систематике в Лейденском университете и директора Национального гербария Нидерландов (*Rijksherbarium*). Тогда же основал исследовательские сады в Гарлеме и Вельпе, где изучал процессы видообразования у растений. В 1920–1930-х годах совершил путешествия с ботаническими целями в Северную Америку, Новую Зеландию, Южную Африку и Египет. Скончался на родине в Ворбурге (*Voorburg*).

Редколлегия

## Опыты с видовыми гибридами и соображения о возможности эволюции при постоянстве вида

Я.П. Лотси

Осенью 1910 года благодаря любезности профессора Эрвина Баура, которому удалось получить несколько плодовых видовых гибридов из родов *Antirrhinum* (львиный зев) и *Dianthus* (гвоздика), я получил от него семена первого и второго поколения таких гибридов: во-первых, между *Antirrhinum glutinosum* и *Antirrhinum majus* и, во-вторых, между *Antirrhinum sempervirens* и *Antirrhinum majus*.

Начатые над ними еще Бауром опыты продолжались в течение 1911 и 1912 года в моем опытном саду в Беннебрёке, близ Гарлема, при поддержке Голландского общества наук. Они производились в широком масштабе (в 1912 году в культурах заключалось до 16 500 растений), и результаты этих исследований будут изданы с

рядом цветных таблиц Голландским обществом наук. Так как изготовление этих таблиц займет довольно долгое время, то я хочу изложить здесь в общих чертах лишь главные результаты моей работы.

1<sup>2</sup>. Первое поколение гибридов между *Antirrhinum glutinosum* и *Antirrhinum majus* довольно разнообразно по своей форме и окраске, хотя и не в очень сильной степени, и носит приблизительно промежуточный характер между обеими родительскими формами. Первое поколение гибридов между *Antirrhinum sempervirens* и *Antirrhinum majus* однообразно по своей форме и окраске и тоже носит промежуточный характер, по крайней мере постольку, поскольку речь идет о форме и окраске цветов.

2. Во втором поколении имеет место очень сильное, невероятное, покуда не убедишься в этом сам, расщепление, которое приводит к совершенно исключительному богатству форм. Второе поколение так сильно разнообразно по

<sup>1</sup> Печатается в современной орфографии по изданию: Новые идеи в биологии. Непериодическое изд. под ред. проф. В.А. Вагнера. – СПб.: Образование, 1912. – С. 112–123. Пер. с нем. Н.П. Филипченко. Оригинал статьи опубликован в «Zeitschrift für inductive Abstammungs und Vererbungslehre», Bd VIII, 1912. Примечания к тексту перевода принадлежат В.А. Вагнеру.

<sup>2</sup> В последующем мы опускаем некоторые более специальные пункты.

своим формам и окраске цветов, что, принимая во внимание все признаки, почти невозможно найти два одинаковых растения, хотя это второе поколение и состоит свыше чем из 1200 экземпляров. Некоторые растения при этом по строению цветка выходят уже за пределы рода *Antirrhinum*. У них появляются цветы, подобные цветам у представителей рода *Rhinanthus*, как это уже отметил Баур в своей книге о наследственности. Кроме последней особенности, все сказанное здесь относится не только к гибридам между *Antirrhinum majus* и *Antirrhinum glutinosum*, но также к помесям его с *Antirrhinum sempervirens*.

Большая часть растений второго поколения имеет сильно выраженный гетерозиготный характер, так что в третьем и даже в четвертом поколении продолжают многочисленные расщепления.

3. Иногда удается получить уже в третьем поколении, однако же чаще только в четвертом, совершенно гомозиготное, то есть постоянное, потомство, которое совершенно неотлично от одного из чистых видов.

4. Бывает также, что третье или четвертое поколение почти однородно и содержит лишь очень незначительный процент форм, которые выглядят иначе, как это имело место и у де Фриза в его культурах *Oenothera lamarckiana*.

5. Некоторые особенности расщепляются вполне согласно закону Менделя, как, например, отсутствие волосков в трубке венчика у цветов *Antirrhinum sempervirens* и присутствие их там у *Antirrhinum majus*. Отсутствие волосков в этом случае есть рецессивный признак, и расщепление происходит в отношении 3:1, как это было, например, в опыте №45 1912 года, когда в третьем поколении гибридов получилось 210 растений, имеющих цветы с волосками, и 67 с цветками без волосков.

6. При расщеплении гибридов попадают иногда экземпляры, совершенно подобные типичным *Antirrhinum sempervirens*, *molle* и *majus*. Но так как эти три вида отличаются многими признаками, то подобные экземпляры наблюдаются редко. В опыте №8 1912 года оказалось очень много экземпляров типа *Antirrhinum molle*, но эта культура вообще обнаруживала большое сходство с этим видом, тогда как растения типа *Antirrhinum majus* в ней отсутствовали совершенно.

Итак, в конечном итоге мы имеем, что скрещивание видов *Antirrhinum* протекает совершенно так же, как скрещивание между двумя разновидностями, отличающимися несколькими признаками, и менделевское толкование подходит, по меньшей мере, здесь и для видовых гибридов.

Имеет ли это место всегда у видовых гибридов, нужно еще обсудить.

Я думаю, что это так и есть на самом деле: по крайней мере, то же было у помесей между *Oenothera biennis* и *Oenothera lamarckiana*, которых я выращивал в сотнях экземпляров.

Второе поколение их было гораздо многообразнее, чем это описывает де Фриз, и мне кажется, что его взгляд, будто это второе поколение расщепляется лишь на *Oenothera laeta* и *Oenothera velutina* в отношении 1:1, проистекает оттого, что многие отличающиеся друг от друга формы он называет просто *Oenothera laeta*, другие же относит к *Oenothera velutina*. Возможно также, что *Oenothera lamarckiana* состоит из нескольких рас, и бывшая у меня раса ее была более гетерозиготна, чем у де Фриза.

То же самое имеет место и для *Oenothera biennis*, которую также скрещивали и я, и де Фриз.

Из данных Баура и моих опытов с *Antirrhinum* я не могу вывести в настоящее время никакого другого заключения как то, что *не существует никакого принципиального различия в отношениях разновидностей и видов при скрещивании*. При этом можно получить, как это уже действительно и доказано, при скрещивании видов с таким же успехом, как и при скрещивании разновидностей, чистое, постоянное, гомозиготное потомство, то есть здесь при скрещивании могут возникать новые виды.

Это представляется мне обстоятельством первостепенной важности, так как благодаря этому совершенно отпадает всякое принципиальное различие между разновидностью, видом, а также постоянными продуктами их расщепления при скрещивании.

Мы можем различать теперь только два «сорта» диплоидных организмов: организмы гомозиготные и гетерозиготные.

Гетерозиготные формы сюда вообще не относятся, тогда как, напротив, и разновидности, и виды являются гомозиготными формами.

Из этого определения неоспоримо следует, что *вид, за исключением случаев смешения с другим видом, постоянен*, как это, впрочем, ясно вытекает уже из известных опытов Йоганнсена с фасолью.

Если это так, если вид действительно постоянен, то, очевидно, немислима эволюция в дарвиновском смысле, путем подбора и накопления незначительных наследственных вариаций. Мне кажется вообще, что в действительности мы таких наследственных вариаций совсем не знаем, исключая, может быть, регрессивные мутации, которые, очевидно, непригодны для целей прогрессивной эволюции.

Для последней могли бы иметь значение лишь модификации и мутации де Фриза. Первые, как доказано уже теперь, не наследственны и, таким образом, исключаются из рассмотрения, последние же я считаю просто продуктами скрещивания. Это предположение, высказанное мной уже несколько лет тому назад в моих лекциях об эволюционной теории, может считаться доказанным после последней работы Нильссона.

Итак, все говорит за то, что вид, за исключением случая регрессивных мутаций, постоянен, и перед нами встает вопрос: мыслима ли вообще эволюция при постоянстве вида? Что это так и есть на самом деле, я надеюсь показать в дальнейшем, и ключ к решению вопроса лежит, по-моему, в возможности создания видов путем скрещивания.

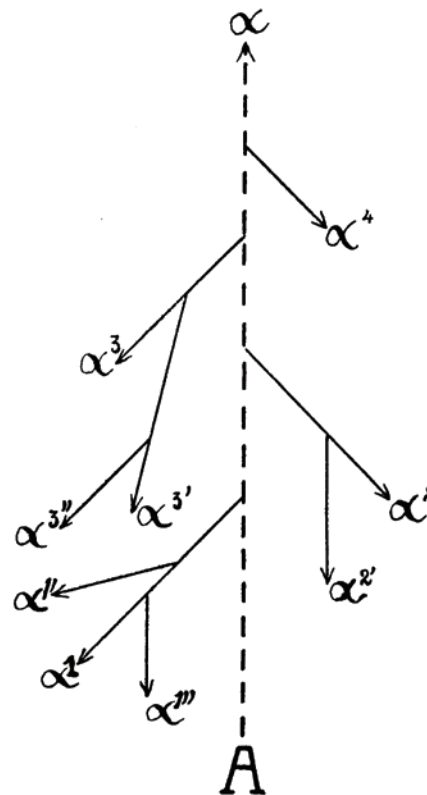
Что скрещивание является главным агентом для образования видов, утверждал уже Кернер, и я думаю, что то, что мы теперь знаем, подтверждает его точку зрения. Если на самом деле вид постоянен, то это значит, что каждая вновь образовавшаяся гомозиготная форма продолжает размножаться, как таковая, до бесконечности, пока ее половые клетки не соединятся когда-нибудь с половыми клетками другой гомозиготной (или гетерозиготной) формы и благодаря этому от соединения различных зачатков (генов) не произойдет новое гомозиготное соединение, то есть не возникнет новый вид.

Все это станет совершенно ясным, если принять, что вместо одного возникло в свое время несколько видов первичной плазмы, а если учесть при этом, что отношения в различных пунктах Земли были очень различными, то допущение это окажется еще более правдоподобным, чем противоположное, будто бы образовалась только одна первичная плазма.

Так как в начале еще не существовало полового размножения, то каждая из этих первичных плазм дала начало только одному виду организмов, характер которого всецело зависел от состава данной плазмы. Так, первичная плазма А образовала вид  $\alpha$ , плазма В превратилась в вид  $\beta$  и т.д.

Без полового размножения такая плазма не могла развиваться дальше, тем более что число зачатков, которые были заключены в каждой плазме, было очень незначительно. Однако не было абсолютной необходимости, чтобы каждая плазма достигала при развитии той конечной формы, какая только была возможна при ее составе из тех или иных зачатков. Чтобы достичь ее, необходимы были многочисленные, правильные деления без потери при этом какого-либо из ее зачатков, и гораздо вероятнее, что вначале деления не были так правильны, и потеря зачатков иногда имела место.

Каждое же неправильное деление, связанное с потерей гена, приводит к образованию регрессивных мутаций, то есть регрессивных видов, и из этого совершенно понятно, что, несмотря на отсутствие полового размножения, возникали многочисленные новые виды, тем более, что эти первичные регрессивные мутации снова при неправильном делении могли потерять зачатки и этим дать начало новым регрессивным мутациям, то есть уже вторичным, последняя – третичным и т.д. Все это может быть представлено в виде следующей диаграммы, изображающей судьбу первичной плазмы А.



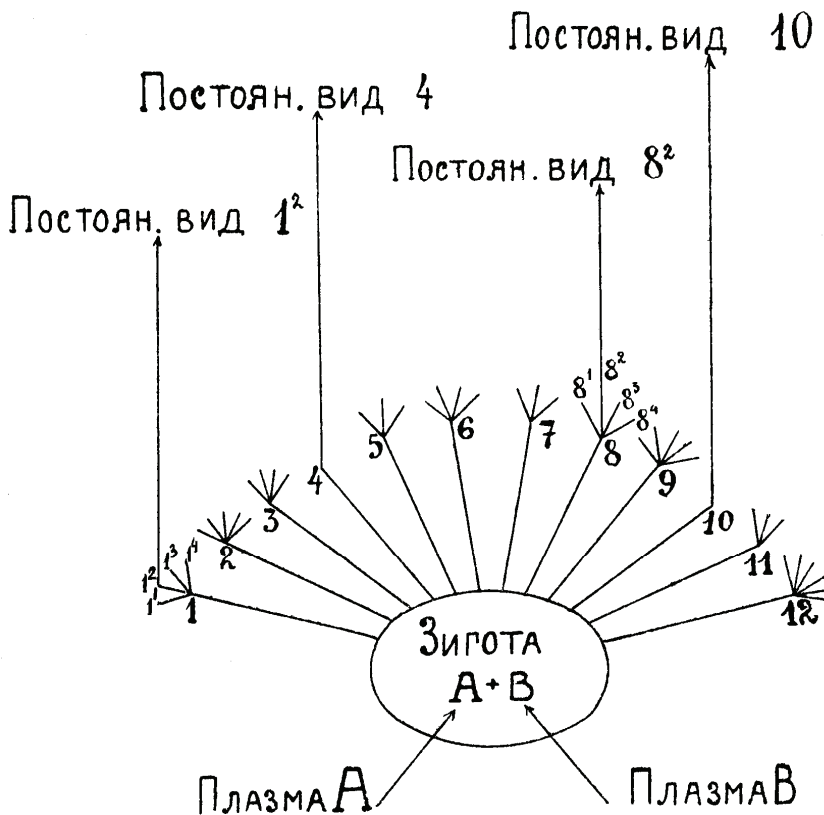
Все произошедшие из нее формы являются гаплоидными<sup>3</sup> видами, и мы можем обозначить их как первичные ( $\alpha$ ), вторичные ( $\alpha^1, \alpha^2, \alpha^3, \alpha^4$ ), третичные ( $\alpha^{1'}, \alpha^{1''}, \alpha^{3'}$ ), четвертичные ( $\alpha^{3''}$ ) и т.д. гаплоидные виды.

Так могли возникнуть чисто бесполом путем многочисленные гаплоидные виды.

<sup>3</sup> Термины «гаплоидный» и «диплоидный», то есть простой и двойной, были впервые предложены Страсбургером для ядер половых и соматических клеток. У первых ядра содержат простое число хромосом, то есть они гаплоидные, у вторых, в силу их происхождения от двух половых клеток, в ядре хромосом вдвое больше, то есть эти ядра диплоидные. Организм или поколение без полового размножения будут, очевидно, гаплоидными, виды же с половым размножением – диплоидными.

Однако все эти вторичные, третичные, четвертичные и т.д. гаплоидные виды обладают уже меньшим количеством зачатков, чем первичные, и, таким образом, не представляют собой какого-либо хода вперед, и в силу этого первичные плазмы не могли развиваться этим путем в высшие организмы. Прогрессивное развитие стало впервые возможно лишь при появлении полового размножения. При нем уже соединялись зачатки двух или нескольких, различных по составу, первичных плазм, и, таким образом, возникали зиготы с большим числом зачатков, чем ими располагала до тех пор какая бы то ни было плазма. Как это видно при скрещивании разновидностей и видов *Antirrhinum*, при соединении двух разнородных половых клеток возникает довольно большое число новых форм.

Многие из этих форм остаются при этом гетерозиготными и распадаются, следовательно, дальше на новые формы, другие же становятся скоро гомозиготными и образуют, следовательно, новые диплоидные виды, которые уже сразу являются постоянными. В каждом следующем поколении возникают (даже и при самооплодотворении) опять новые гомо- и гетерозиготные соединения, как это можно видеть на следующей схеме.



Так продолжается и дальше, а сверх того могут образовываться разного рода запутанные боковые соединения, если, например, постоянный вид  $10$  скрещивается с постоянным же видом  $8^2$  и т.д., и таким образом возникают целые сетчатые родословные деревья, на распространенность которых указывал уже Клэбс.

Все это приводит к такой запутанности взаимных отношений, что выяснить происхождение и развитие одного какого-либо вида – задача совершенно безнадежная, тем более что здесь примешивается и еще один фактор: исчезновение, благодаря естественному подбору, всех тех форм, которые при существующих условиях оказываются менее приспособленными.

Это позволяет воссоздавать прошлое лишь в немногих, и при том наиболее простых случаях.

Важнейшим следствием всего сказанного я считаю то, что *эволюция возможна, по меньшей мере мыслима, и при постоянстве видов*, если только принять, что *новые виды возникают лишь благодаря скрещиванию*, тем более что в настоящее время экспериментальным путем доказано образование видов лишь путем скрещивания и путем регрессивных мутаций.

*Развитая здесь гипотеза образования видов путем скрещивания и благодаря потере зачатков основывается, таким образом, всецело на опытных данных.* Из этого не следует еще, что она единственно правильная, так как наши знания еще очень несовершенны, можно сказать, еще совсем элементарны.

Нельзя требовать ни от одной гипотезы, чтобы она давала больше, чем позволяют известные в то время факты, и если я говорю, что моя гипотеза имеет преимущество перед другими теориями в духе Дарвина, то я должен при этом особенно подчеркнуть, что этим я отнюдь не хочу умалить значение теории Дарвина во время ее появления. Лучшей теории, соответственно знаниям того времени, чем теория Дарвина, не было и быть не могло, и если она должна быть заменена теперь какой-либо другой, то это происходит только потому, что наши знания увеличились со времени Дарвина, чему никто бы так не порадовался, как он сам.

В заключение я должен отметить, что развитая здесь гипотеза находится в полной аналогии с явлениями неживой природы. Как я надеюсь подробно показать впоследствии, зачатки (гены) соответствуют химическим элементам, а постоянные виды – постоянным химическим соединениям. Как из химических соединений только тогда могут образоваться новые соединения, когда они как бы распадаются на свои элементы, и эти элементы при подходящих условиях приходят во взаимодействие друг с другом и образуют новые соединения, так и постоянные виды могут только тогда дать начало новым видам, когда при размножении комплексы их генов распадаются и образуют с другими генами новые комплексы, которые, если они становятся гомозиготными, образуют новые виды.

Теория генов, основанная на исследованиях Менделя, совершенно соответствует учению о химических элементах, и как было невозможно углубление знаний по химии, покуда химические соединения считались неразложимыми единицами, так немислимо и углубление биологических знаний, пока половые клетки будут рассматриваться как неделимые единицы.

Таким образом, задачей будущего является обстоятельное изучение генов экспериментальным путем, так же, как химики изучают теперь элементы, потому что какая бы эволюционная гипотеза ни оказалась в конце концов правильной, теперь можно сказать наверное, она будет построена на основе теории генов.

В заключение мы можем охарактеризовать вкратце главные различия в воззрениях Дарвина, де-Фриза и моих следующим образом, причем возможность образования новых видов путем утери генов здесь совсем не принимается во внимание.

1. *Теория Дарвина* представляла большой шаг вперед благодаря тому, что возникновение видов приписывалось им не сверхъестественному творческому акту, а вполне естественным процессам. Постоянство видов при этом отрицалось и подчеркивалось существование вариаций, причем по Дарвину, вид так сильно изменчив, что подбору постоянно приходится только закреплять новые, более или менее наследственные вариации.

2. *Теория де Фриза* представляет большой шаг вперед проведением резкого различия между постоянно встречающимися ненаследственными модификациями (флюктуациями), и лишь изредка появляющимися наследственными вариациями (мутациями).

По де Фризу виды в продолжение долгого времени постоянны; затем наступает период подготавливания к образованию новых видов: прэмутационный период. Во время него образуются новые зачатки, которые проявляются во время мутационного периода в виде внезапного появления новых видов. Из этих новых видов многие постоянны, другие же непостоянны (*Oenothera scintillans* и т.д.).

3. *По моему мнению*, раз образовавшиеся виды постоянны, и мы не знаем в настоящее время ни одного вида, который мог бы образовать в себе новые зачатки. Новые виды возникают лишь путем скрещивания, так как при этом образуются новые комбинации уже имеющихся у родительских форм зачатков. Эти комбинации, если они гомозиготны, и представляют собой новые виды, если же они гетерозиготны, то образуют новые постоянные виды путем следующего затем расщепления.

Главным преимуществом этой точки зрения я считаю то обстоятельство, что при этом получается полный параллелизм между живой и мертвой природой.