

Деятельностная концепция организма и эволюции Ю.А. Белоголового

А.А. Поздняков

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе 11
pozdneyakov61@gmail.com*

В статье обсуждаются идеи Ю.А. Белоголового в сравнительной анатомии и эволюционистике. Им разработана деятельностная концепция организма и эволюции, в контексте которой жизнедеятельность организмов оценивалась с точки зрения энергии, которую они затрачивают на ее осуществление. По мере усложнения условий обитания возрастает количество энергии, необходимой для поддержания жизнедеятельности. Эффективность использования энергии увеличивается при дифференциации организма. Поскольку в процессе онтогенеза дифференциация органов обуславливается увеличивающимся разнообразием их деятельности, то существует параллелизм между онтогенезом и филогенезом. Изменение деятельности какого-либо органа влечет за собой изменение его формы. Такое резкое изменение формы он обозначил понятием онтогенетической мутации, которую следует трактовать в смысле системной мутации или макромутации других авторов. Поскольку онтогенетические мутации обуславливаются изменением деятельности зачатка, проблема гомологии, основанная на идее тождественности материала зачатков, из которых развиваются органы, не имеет решения, так как в этом отношении сравниваемые органы во всех случаях оказываются аналогичными.

Юрий Аполлонович Белоголовый (1884–?) после окончания Московского университета в 1908 году был оставлен при кафедре зоологии для подготовки к профессорскому званию. Также он работал в Институте сравнительной анатомии. Когда директором Института после М.А. Мензбира стал А.Н. Северцов, Ю.А. Белоголовый ушел из Института из-за невозможности работать при новом стиле руководства. Его докторскую диссертацию [Белоголовый, 1915] не приняли к защите. В 1920-х годах он эмигрировал из России [Любарский, 2009].

Научная деятельность ученого заняла небольшой промежуток времени – чуть более десяти лет. За это время Ю.А. Белоголовый издал немного работ, но среди них несколько монографий. Его эмбриологические и сравнительно-анатомические исследования, как считается, послужили основой для выработки оригинальной концепции. Однако в начале XX века эмбриологические исследования вели многие ученые (среди русских исследователей можно указать на А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена), но создававшаяся Ю.А. Белоголовым концепция в отно-



Ю.А. Белоголовый

шении эволюции и филогенеза очень сильно отличалась от того, что писал А.Н. Северцов. Этот факт свидетельствует о том, что теоретические представления имеют весьма косвенную связь с эмпирическими данными. Точнее, теория – это то, с помощью чего интерпретируются факты. Из-за драматически сложившихся жизненных обстоятельств концепция Ю.А. Белоголового осталась незавершенной, однако даже в таком виде многие его идеи не потеряли своего научного значения вплоть до настоящего времени.

Краткий обзор концепции Ю.А. Белоголового дан Г.Ю. Любарским [2009]. Однако, читая этот обзор, необходимо учитывать одно обстоятельство: «В культуре не было соответствующего языка – он создал его сам, и поэтому восприятие его идей несколько затрудняется специфичной терминологией. Если же превозмочь этот барьер,

открывается следующая картина» [Любарский, 2009, с. 355]. Увы, на преодоление этого барьера сильнейшее влияние оказывает фактор, который вслед за Козьмой Прутковым можно обозначить как «круг наших понятий», который у каждого исследователя свой собственный. Поэтому Г.Ю. Любарский в соответствии со своим «кругом понятий» интерпретирует представления Ю.А. Белоголового на основе понятия *разнообразия*. Конечно, точка зрения самого Ю.А. Белоголового не всегда очевидна, но на основании изучения его опубликованных трудов с интерпретацией Г.Ю. Любарского нельзя согласиться. Естественно, предлагаемая в настоящей статье интерпретация будет зависимой от моего «круга понятий», но думается, что понятие *деятельности*, производительности работы органов и всего организма все-таки ближе к идеям самого Ю.А. Белоголового.

Нервная система как основа метамерии головы позвоночных

Первые исследования Ю.А. Белоголового были посвящены развитию головных нервов у позвоночных животных. Результаты этих исследований были опубликованы в двух больших работах на немецком [Belogolowy, 1908] и русском [Белоголовый, 1909] языках и в двух небольших статьях [Belogolowy, 1912a, b].

В больших публикациях одинаковы «Введение» и «Общая часть», а также первая глава «Гистогенез головных нервов». Содержание второй главы «Морфогенез головных нервов» в них различно. В немецком варианте Ю.А. Белоголовый уделил много места обоснованию невозможности реконструкции филогении путем сравнительного исследования онтогенезов. Согласно его точке зрения, реконструировать филогению можно на основании палеонтологических данных, но такая реконструкция возможна только для скелета. Также в этой главе он подробно описывал схему сегментации нервной системы головы позвоночных. В русском варианте в этой главе описана схема сегментации нервной системы головы, но текст существенно переработан по сравнению с немецким вариантом. Также в немецком варианте есть и третья глава: «Urgeschichte des Nervensystems der Wirbeltiere (Предыстория нервной системы позвоночных животных)», в которой дано сравнительное описание нервной системы позвоночных. Русский вариант заканчивается разделом «Общие выводы», в котором изложено сопоставление

нервной системы позвоночных и беспозвоночных.

В отношении метамерии головы позвоночных Ю.А. Белоголовый на основании результатов собственных исследований развития головных нервов пришел к следующему выводу. Нервы развиваются из отростков ганглиозных клеток, которые растут по направлению к иннервируемым ими группам клеток. Направление роста нервных клеток определяется строением ткани, сквозь которую они проходят, а также физико-химическим таксисом. Отсутствует жесткая связь данного нерва с определенной мышцей [Белоголовый, 1909, с. 193]. Аналогичный вывод он сделал и в отношении развития различных органов: «следует отметить полное отсутствие общей согласованной картины эволюции различных органов и, наоборот, подчеркнуть существование резкого распада между степенью развития различных систем органов у одних и тех же животных» [там же, с. 247].

Поскольку полученные результаты показали варибельность развития сомитов у высших позвоночных, то Ю.А. Белоголовый сделал вывод о невозможности их использования в качестве критерия гомологии сегментов головного отдела позвоночных, как это делали другие ученые. Но, в отличие от сомитов, элементы нервной системы характеризуются устойчивостью в процессе развития. В частности, по его данным, развитие скелета находится в зависимости от развития

нервной системы, но не наоборот. На этом основании Ю.А. Белоголовый решил, что установление метамерии головы позвоночных возможно, если в качестве «системы отсчета» взять именно нервную систему.

Здесь следует вспомнить Ж. Кювье, который придавал решающее значение именно нервной системе в организации животных. Поскольку Ю.А. Белоголовый рассматривал деятельность, функционирование органов как основание их развития, то с этой точки зрения нервные центры обеспечивают животному рефлекторную реакцию на явления окружающей среды. Соответственно, именно нервная система в процессе развития обеспечивает связь рецепторов с мускулатурой и скелетом, то есть формирует целостность реакций.

Сопоставляя организацию нервной системы позвоночных и беспозвоночных, Ю.А. Белоголовый высказал идею перевернутости позвоночных по длинной оси по отношению к беспозвоночным. Надо сказать, что впервые эту идею высказал

Э. Жоффруа Сент-Илер [1970] в статье «О позвонке у насекомых» в 1822 году. Эту идею поддержал А. Дорн [1937] в 1875 году на основании сопоставления организации позвоночных и кольчатых червей. Позже увидели сходство организации позвоночных и немертин [Hubrecht, 1883], позвоночных и кишечнодышащих [Bateson, 1886], позвоночных и хелицерных [Gaskell, 1908; Patten, 1912], позвоночных и иглокожих [Jefferies, 1968]. В настоящее время идея перевернутости позвоночных пользуется популярностью [Малахов, 1977, 1982; Воронов, 2000], хотя есть аргументы против этой идеи [Иванова-Казас, 2008]. Так что завершающая точка в споре о происхождении организации позвоночных пока еще не поставлена.

Также Ю.А. Белоголовый высказался по поводу происхождения вторичного рта позвоночных. Согласно его исследованиям, образование нервной трубки сделало невозможным функционирование первичного рта. Тогда вторичное ротовое отверстие образовалось из пары жаберных щелей [Belogolowy, 1910].

Анализ сравнительного метода в морфологии

Результаты следующего ряда исследований были опубликованы Ю.А. Белоголовым в 1911 году в книге «Сегментальное положение границы черепа у Sauropsida» с подзаголовком «Опыт анализа сравнительного метода в морфологии». Он заметил, что современные ему анатомические исследования ведутся под полным влиянием филогенетической идеи. Отметив «перепроизводство» филогенетических схем, Ю.А. Белоголовый указал на неполноту и произвольность филогенетического метода. Точно также он отметил и узкую идейную направленность трактовок результатов экспериментальной морфологии. Согласно Ю.А. Белоголовому, эти «опыты иллюстрируют не причины существования у организмов тех или иных признаков, вследствие воздействия определенных факторов, так как в естественных условиях организмы без резко выраженных перемен приспосабливаются к самым разнообразным изменениям во внешних факторах, а лишь влияние присутствия или отсутствия этих последних на данный организм, приспособившийся к определенным условиям равновесия внешних сил» [Белоголовый, 1911, с. 2].

Основываясь на том, что любое свойство организма с физиологической точки зрения есть результат функционального согласования индивида с внешней средой, Ю.А. Белоголовый дал

иную интерпретацию сравнительно-анатомическим исследованиям: «сравнительный морфолог последарвиновского периода исследует генезис органов, иначе говоря, стремится установить все переходы строения какого-либо органа в пределах общего структурного основания. Установив данный орган, как некоторую морфологическую единицу, исследователь предполагает все изменения в его строении в последовательные линии, восстанавливающие, по его мнению, его генезис. Но ведь все изменения в строении этой единицы являются выражением изменений в ее деятельности, выраженной в форме морфологических строений, и, следовательно, переходы ее якобы генезиса выразят нам переходы в ее деятельности. Иначе говоря, вместо генетической последовательности изменений органа эти переходы дадут нам последовательность изменений механической деятельности» [там же, с. 3].

С этой точки зрения, интерпретация сравнительно-морфологических исследований вне физиологического контекста является некорректной, а корректные сравнительные исследования должны учитывать «закон зависимости изменений формы органов от их деятельности» [там же, с. 3]. Руководствуясь этим законом, Ю.А. Белоголовый предложил несколько концепций.

Онтогенетические мутации

Исследование строения затылочной области черепа позвоночных показало, что, если в качестве точки отсчета брать положение тройничного нерва, то положение затылочной границы черепа варьирует, так как она располагается между разными сегментами нервной системы. Независимо от того, между какими сегментами проходит эта граница, в затылочной части черепа оформляется комплекс постоянных морфологических единиц. Итак, «мы можем сказать, что около затылочного сочленения выразится некоторый структурный принцип, характерный для данного организма, совершенно не зависящий от гомологии тех морфологических единиц, которые явятся объектом для его проявления» [Белоголовый, 1911, с. 109].

Разнообразное положение затылочной границы черепа на оси тела – это не единственный случай различных соотношений между элементами скелета. Так, по сравнению с рыбообразными предками у наземных тетрапод плечевой пояс сдвинут назад вдоль оси тела, что привело к возникновению шеи [Северцов, 1950]. Другим примером может служить теменное (пинеальное) отверстие, которое у рыб расположено между лобными костями, а у наземных позвоночных – между теменными. На этом основании даже было предложено пересмотреть гомологию костей черепа рыб и тетрапод, так как предполагалось, что при формировании наземных позвоночных изменилось положение костей в черепе за счет их перемещения, а также изменилось соотношение между предглазничной и заглазничной областями черепа [Westoll, 1943]. Эта точка зрения представлялась невероятной И.И. Шмальгаузену, который считал, что традиционная гомология черепных костей является правильной, а перемещение пинеального отверстия объяснял тем, что его положение у различных позвоночных изменчиво и зависит от положения промежуточного мозга в черепе, с которым теменной орган связан коротким стебельком. С разрастанием отделов большого мозга промежуточный мозг сдвигается назад – соответственно, назад перемещается и пинеальное отверстие [Шмальгаузен, 1964].

С традиционной точки зрения каждый сегмент интерпретируется как индивидуальный зачаток, развивающийся в характерный морфологический комплекс. Однако сравнительные данные говорят о том, что комплекс морфологических структур (затылочная часть черепа, плече-

вой пояс, тазовый пояс) может развиваться на любом сегменте. Причем эти данные свидетельствуют против точки зрения, что перемещение морфологического комплекса назад вдоль оси метамеров обусловлено появлением дополнительных сегментов. Таким образом, «раз граница черепа или пояса скользит вдоль ряда осевых метамеров, то мы не имеем никаких данных признать ее связь с одним и тем же постоянным зачатком, передвинувшимся лишь в силу меристического увеличения числа промежуточных сегментов» [Белоголовый, 1911, с. 124].

Выявилась и одна особенность. Морфологический комплекс не во всех случаях развивается в совершенстве (норме) на другом сегменте. Иногда такой комплекс развивается в уродливой форме. Согласно точке зрения Ю.А. Белоголового, результат формирования морфологического комплекса на другом сегменте будет зависеть от времени осуществления вариации. Если она начинает осуществляться на ранних стадиях развития, то результатом будет формирование характерного комплекса. Если же вариация начинается на поздних стадиях развития, то тогда формируется индивидуальное уродство. Эти же две группы изменений присущи и меристическим вариациям, то есть они имеют общий характер.

Существование этих двух групп вариаций Ю.А. Белоголовый предлагает закрепить терминологически:

«Эту разницу между различными вариациями, зависящую от их отношения к различным стадиям онтогенеза, я и позволю себе выразить, назвав вариации, появляющиеся до пластической дифференцировки тех признаков, которые они затрагивают, онтогенетическими или эмбриональными мутациями. Название мутаций мне кажется в данном случае применимо в виду того, что эти вариации затрагивают всегда сумму признаков, повторяя в себе как бы весь запас изменения, накопленный организмом при выработке того или иного органа. Онтогенетическая мутация является необходимым фактором эволюции в тех случаях, когда высота специализации признаков во взрослом состоянии делает совершенно невозможным по механическим условиям изменение последних путем последовательного накопления незначительных изменений» [там же, с. 125].

Сальтационистские представления, противопоставляемые идее постепенных преобразований, охватывают широкий круг явлений в обла-

ти эмбриологии и эволюционистики. Следует упомянуть идею Э. Жоффруа Сент-Илера [1970], что изменение условий среды оказывает влияние на зародыши, вызывая, тем самым, появление новых форм. В качестве доводов в пользу своей идеи он приводил различные уродства у животных. На этой идее основывается эволюционная концепция, в которой причиной трансформации считается изменение ранних стадий онтогенеза, – *жоффруизм* [Холодковский, 1915].

Во второй половине XIX века многие исследователи критиковали дарвиновскую идею постепенности эволюционных изменений. Они указывали на внезапный характер появления форм, а некоторые предложили концепции, основанные на идее резких эволюционных изменений. Так, дарвиновской теории, основанной на идее отбора полезных свойств, А. Кёлликер [Kölliker, 1864] противопоставил свою *теорию гетерогенного размножения* (*Theorie der heterogenen Zeugung*; позже названная им «теорией развития под влиянием внутренних причин»), с позиции которой «под влиянием общих законов природы, животные из произведенных ими яиц развивали новые существа, непохожие на их самих» [Кёлликер, 1864, с. 942]. Причем, с его точки зрения, новые организмы будут иметь более совершенное строение, так как «все существа организованного мира произошли *под влиянием великого плана развития*, который направляет низшие формы к дальнейшим усовершенствованиям» [там же, с. 945].

Детально концепцию А. Кёлликера начал развивать С.И. Коржинский, который, как и А. Кёлликер, назвал ее *теорией гетерогенезиса*, но он не успел завершить свой труд. В представлениях С.И. Коржинского есть интересные идеи, поэтому о них стоит рассказать подробнее. Он исходил из того, что «среди однородного потомства от нормальных родителей неожиданно появляются отдельные экземпляры, резко отличающиеся от всех остальных» [Коржинский, 1899б, с. 255]. Особенности, характеризующие эти экземпляры, передаются по наследству без изменений, то есть гетерогенные вариации обусловлены внутренними изменениями яйцеклетки. Однако внешние условия также играют значительную роль: «благоприятные условия развития и хорошее питание в течение нескольких поколений, по-видимому, способствует возникновению гетерогенных вариаций, как будто нужно несколько поколений хорошего развития, чтобы в организме скопилось достаточно жизненной энергии

для преодоления силы наследственности» [там же, с. 256].

Это утверждение основывается на предположении о существовании антагонизма между наследственностью и изменчивостью: «Наследственность и изменчивость, от чего бы ни зависели их реальные причины, можно представить себе как две силы, скрытые в организме, две тенденции, находящиеся в антагонизме. При нормальных условиях, то есть в установившихся, не расшатанных расах безусловно господствует наследственность, определяющая тождество следующих одно за другим поколений. Что же касается до тенденции изменчивости, то она не проявляется непрерывно. В течение многих поколений она должна, так сказать, накапливать энергию для того, чтобы наконец преодолеть силу наследственности и дать начало гетерогенной расе» [Коржинский, 1899а, с. 86].

Согласно С.И. Коржинскому, гетерогенные вариации могут происходить во всех направлениях и во всех органах. Также гетерогенные вариации необходимо искать «среди потомства от чистых, то есть не гибридных, и нормальных, то есть установившихся, видов при условиях, устраняющих возможность гибридизации. Семена, полученные от таких растений, дают обыкновенно совершенно однородное потомство, вполне сходное со своими родителями» [там же, с. 75]. По его мнению, гетерогенные вариации представляют собой редкое явление.

Свою теорию С.И. Коржинский противопоставлял теории Ч. Дарвина, которую он называл *теорией трансмутации*, по следующим положениям.

Во-первых, в дарвинизме принимается, что изменчивость непрерывна и представлена малозаметными индивидуальными различиями. В теории гетерогенезиса изменчивость интерпретируется как внутреннее свойство. Она, «сдерживаемая наследственностью, остается обыкновенно в скрытом состоянии, но время от времени прорывается в виде внезапных отклонений» [Коржинский, 1899б, с. 262].

Во-вторых, в дарвинизме признаки интерпретируются как имеющие утилитарный характер, а в теории гетерогенезиса считается, что признаки возникают независимо от внешних условий, они могут быть как полезными, так и нейтральными.

В-третьих, в дарвинизме утверждается непрерывный процесс видообразования, в котором поддерживается нормальное физиологическое состояние индивидов, а в теории гетерогенезиса

«Все виды, раз сформировавшись, остаются неизменными, но временами отщепляют от себя новые формы путем гетерогенезиса. Такие вновь возникшие формы, вследствие нарушения наследственности, обладают расшатанной конституцией, что выражается в пониженной плодовитости и часто в общей слабости организма. Превращаясь в постоянные расы, новые формы постепенно восстанавливают свою конституцию» [Коржинский, 1899б, с. 263].

В-четвертых, в дарвинизме предполагается, что скорость изменений зависит от силы борьбы за существование: чем она сильнее, тем быстрее изменение. В теории гетерогенезиса признается противоположное соотношение: чем благоприятнее условия существования, тем больше выживает новых форм.

В-пятых, в дарвинизме полагается, что борьба за существование и отбор – главные факторы эволюции, а в теории гетерогенезиса они рассматриваются как начала, враждебные эволюции, то есть пресекающие появление новых вариаций.

В-шестых, по мнению С.И. Коржинского, в дарвинизме полагается, что следствием борьбы за существование и отбора является совершенствование форм, а в теории гетерогенезиса считается, что «если бы не было борьбы за существование, не было бы гибели возникающих или уже развившихся форм. Мир организмов разросся бы в мощное дерево, все ветви которого оставались бы в цветущем состоянии, и самые отдаленные виды, являющиеся теперь изолированными, были бы связаны промежуточными формами со всеми остальными» [там же, с. 263–264].

В-седьмых, в дарвинизме принимается, что прогресс (совершенствование организмов) – это способ приспособления, выражаемый в более сложном строении и достигаемый механически посредством отбора. В теории гетерогенезиса считается, что прогресс не связан с приспособлением, так как более сложные формы не всегда лучше приспособлены, чем менее сложные. Появление более сложных форм можно объяснить, если «допустить существование в организмах особой тенденции прогресса, тесно связанной или тождественной с тенденцией изменчивости и ведущей организмы, *насколько позволяют внешние условия*, к совершенствованию» [там же, с. 264].

Согласно рассуждениям С.И. Коржинского, теория гетерогенезиса лучше согласуется с фактами, чем дарвинизм. Так, не находятся постепенные переходы между видами; имеется большое количество свойств, которым невозможно

дать утилитарное объяснение; бесполезные признаки более устойчивы, чем полезные; многие виды постоянны в совершенно разных условиях и с древнейших времен; наибольшее разнообразие наблюдается в центре распространения группы, а не на ее периферии, где сильнее борьба за существование.

В теории С.И. Коржинского содержится очень интересная идея, касающаяся антагонизма наследственности и изменчивости, из которой вытекает несколько следствий. По сути, наследственность понималась С.И. Коржинским как устойчивость воспроизводства данной формы. Он признавал наличие тенденции прогресса, отождествлявшейся им с тенденцией изменчивости. Интерпретировать все это можно так. Имеется тенденция к совершенствованию, но она сдерживается устойчивостью воспроизводства формы (наследственностью). Эта тенденция прорывается в качестве вариаций при определенных условиях. В качестве первого следствия можно указать на необходимость *высокого уровня свободной энергии* для проявления вариации. Этот уровень достигается либо при благоприятных условиях, когда на поддержание существования уходит меньше свободной энергии, либо свободная энергия должна накопиться в череде поколений. Вторым следствием является *пороговый характер* проявления изменчивости.

Третье следствие касается решения проблемы связи устойчивости воспроизводства формы с влиянием внешней среды. Так, механоламаркисты признавали прямое или косвенное влияние среды на изменение формы. Таким образом, они считали, что сначала воспроизводство формы зависит от внешних условий, но затем развивается устойчивость воспроизводства формы, то есть ее независимость от внешних условий, что нелогично.

Возможны два способа решения этой проблемы. Во-первых, путем отказа от признания устойчивости воспроизводства, то есть принятие точки зрения, что форма воспроизводится устойчиво лишь в данных неизменных условиях, а при изменении условий произойдет изменение формы, которая и будет воспроизводиться до следующей смены условий. Эта версия была принята Ю.А. Белоголовым [1915]. Во-вторых, путем отказа от идеи зависимости воспроизводства формы от условий внешней среды. Эту версию принял С.И. Коржинский.

Резкие отклонения от нормального строения В.М. Шимкевич рассматривал как уродства. Он

указывал на разнообразие таких отклонений, многие из которых оказывались вполне жизнеспособными. Будучи дарвинистом, он допускал, что возникновение новых форм возможно не только путем постепенных изменений, но и путем резких внезапных уклонений [Шимкевич, 1909] (цит. по [Шимкевич, 2012]). Указывается, что у растений аномалии встречаются довольно часто, и они важны при образовании новых форм и видов [Федоров, 1958]. Тератологическую концепцию эволюционных изменений развивал Э. Гийено [Назаров, 2005].

На основании исследования изменчивости ослинника (*Oenothera* L.) Гуго де Фриз пришел к мутационной теории, во многом сходной с концепцией С.И. Коржинского. Г. де Фриз связывал мутационную теорию с теорией видообразования. Согласно его концепции, *мутация*¹ представляет собой индивидуальную вариацию – свойство, резко отличающее данный индивид от других индивидов. Сущность мутационной теории заключается в том, что виды возникают посредством спонтанных вариаций [Vries, 1909, p. 165]. С этой точки зрения «каждый вид имеет свое начало и свой конец. В отношении к жизни он ведет себя, как индивид: он рождается, проводит короткую молодость, в зрелом возрасте стоит наряду с более старыми видами как равный и после более короткого или длинного существования приходит к концу» [Фриз, 1932, с. 56].

Согласно Г. де Фризу, виды могут мутировать во всех направлениях, но существуют периоды, которые характеризуются повышенным уровнем мутабельности. Соответственно, филогенез можно изобразить в виде такой древовидной схемы, в которой от узлов (мутовок) отходит множество ветвей, большинство из которых вскоре погибает, и лишь единичные ветви дают долго живущие виды.

Г. де Фриз насчитал три типа мутаций, соответственно, три способа формирования видов. *Прогрессивные мутации* обуславливают появление нового свойства. *Ретрогрессивные (параллельные, или субпрогрессивные) мутации* выражаются в новых комбинациях свойств. *Дегрес-*

сивные мутации активируют латентные признаки [Vries, 1910]. Прогрессивные мутации приурочены к мутационным периодам, тогда как остальные типы мутаций более или менее равномерно распределены во времени.

Р. Гольдшмидт разделил мутации на два типа: *микромутации* (генные, точковые мутации) и *системные мутации*. По его мнению, первые изменяют отдельные участки хромосом и обуславливают эволюцию в рамках вида (микроэволюцию), причем микроэволюция, происходящая путем накопления микромутаций, направлена на адаптацию вида к конкретным условиям, а ее результатом являются различные формы (расы, подвиды) в рамках вида, которые, однако, не являются зарождающимися видами [Goldschmidt, 1960].

Системные мутации изменяют внутреннюю структуру хромосом, что приводит к принципиальному изменению физиологической реакционной системы. Это изменение выражается в новом фенотипе и, соответственно, в новом виде [Ibid.].

Р. Гольдшмидт пояснял идею системной мутации на примере А.Н. Северцова с удлинением туловища у ящериц, чему сопутствует уменьшение конечностей вплоть до их исчезновения. Сам А.Н. Северцов объяснял увеличение количества сегментов позвоночника как последовательную серию изменений, каждый шаг которой представлял собой увеличение позвоночника на один позвонок, что, соответственно, приводило к сдвигу крестца назад на один шаг. С этой точки зрения, «крестцовые позвонки *онтогенетически развиваются из сомитов*, лежащих более каудально, чем это имело место у предков» [Северцов, 1945, с. 454], то есть позвонок одного типа превращается в позвонок другого типа. Согласно Р. Гольдшмидту, мутация определяла возможность развития сразу большого количества сегментов. Однако установление границ грудного и поясничного сегментов является определяющим процессом, независимым от первичной сегментации. Таким образом, позвонок одного типа не превращается в позвонок другого типа. Сегменты эквипотенциальны, соответственно, судьба позвонка определяется топографическими соотношениями с соседними органами [Goldschmidt, 1960].

Согласно Р. Гольдшмидту, некоторые системные мутации, которые в морфофизиологическом выражении отличаются от «типичных» индивидов, могут выжить в подходящих условиях. На этом основании он создал концепцию «мно-

¹ Термин «мутация» впервые был введен В. Ваагеном для различения пространственных и временных отношений между разновидностями. *Мутации* (Mutation) как разновидности, замещаемые во времени, противопоставлялись им *вариациям* (Varietät) – разновидностям, сосуществующим в одном временном промежутке, но разнесенным в пространстве [Waagen, 1869].

гообещающих уродов» (hopeful monsters), согласно которой именно такие мутанты и дают начало новым видам, а также таксонам более высоких рангов. Таким образом, макроэволюция осуществляется путем единичных больших скачков [Goldschmidt, 1960].

Термин «*онтомутация*» был предложен А. Дальком для обозначения резких трансформаций, происходящих в цитоплазме яйцеклетки, изменяющих морфогенез и выражающихся в изменении плана строения [Назаров, 2005].

В концепции типострофизма О. Шиндевольфа большое значение придавалось *макромутациям*, вызывающим крупное и гармоничное изменение функциональной и структурной системы организма. Макромутации в фазе типогенеза образуют спектр новых типов организации.

В отношении всех этих терминов, касающихся резких изменений отдельных органов и организации в целом (онтогенетические мутации, системные мутации, онтомутации, макромутации), следует сказать, что многие исследователи (Р. Гольдшмидт, А. Дальк, О. Шиндевольф) связывали такие мутации с появлением новых таксонов. В отличие от них, Ю.А. Белоголовый такой связи не усматривал. Также идею эквипотентности сегментов, противопоставляемую представлению А.Н. Северцова о превращении позвонка одного типа в позвонок другого типа, Ю.А. Белоголовый высказал ранее Р. Гольдшмидта.

Эквипотентность зачатков

Согласно Ю.А. Белоголовому, в эволюционной морфологии сложилась точка зрения, что органы (сложные признаки) представляют собой некие относительно обособленные единицы («морфологические индивидуальности»), которые эволюционируют из своих более простых состояний путем суммирования небольших изменений. Этой точке зрения Ю.А. Белоголовый противопоставил идею эквипотентности зачатков:

«Вместо связи тех или иных пластических признаков с определенными морфологическими индивидуальностями, то есть с определенными зачатками, мы видим, что признаки высшей специализации могут проявляться в силу чисто случайных условий онтогенеза на различных морфологических индивидуальностях. Носителями признаков атласа или эпистрофея не являются, как бы следовало ожидать, определенные позвонки, а у разных индивидуумов различные. При этом образование этих признаков на различ-

ных морфологических индивидуальностях не отражается сколько-нибудь заметным образом на строении данного аппарата в тех случаях, когда фиксация этих признаков не запоздала. Из этого мы можем заключить, что все зачатки сегментов осевого скелета первично эквипотентны в онтогенезе» [Белоголовый, 1911, с. 128–129].

Эквипотентные зачатки сегментов осевого скелета позвоночных представляют собой *гомодинамный ряд*, то есть любой зачаток этого ряда может сформировать любой дефинитивный специализированный сложный признак, выработанный в филогенезе и осуществляемый в этом гомодинамном ряду.

С этой точки зрения следует рассматривать «онтогенез как некоторую дифференцировку деятельности начальной материальной массы яйцеклетки», а также «все последующие стадии образования пластических признаков» – «как образование некоторых пластических форм этой массы в связи с дифференцировкой отдельных проявлений ее деятельности» [там же, с. 130]. Таким образом, именно деятельность органов обуславливает их дифференцировку, то есть различная деятельность приводит к формированию разных органов, а одинаковая деятельность – к формированию сходных (тождественных) органов.

На этом основании Ю.А. Белоголовый критиковал точку зрения, в соответствии с которой развитие каждого сегмента детерминировано. Если принять, что изменения происходят путем накопления вариаций отдельных признаков, то в этом случае должны быть переходные промежуточные состояния, представляющие собой уродство. Особь с такой вариацией будет нежизнеспособна. Единственный способ преобразования сложных признаков, позволяющий обеспечить жизнеспособность особей, – это онтогенетическая мутация. Соответственно, в позвоночнике проявляются два встречных процесса: передвижение комплекса черепных признаков по сегментам назад и онтогенетические мутации как способ формирования комплекса признаков на следующем сегменте, поскольку элементы нервной системы опережают развитие скелетных элементов, а «развитие некоторых признаков в какой-либо системе органов оказывает механическое влияние на соседние, вызывая их преобразование, несмотря на то, что функционально они не связаны с этими последними» [там же, с. 113]. Таким образом, деятельность (работу) органов Ю.А. Белоголовый трактовал чисто механически.

Итак, в анатомическом отношении «нам нужно различать весьма строго эту основную материальную массу и ее пластические признаки, являющиеся лишь выражением отдельных проявлений ее деятельности. Первая является величиной, изменение которой зависит лишь от известных преемственных изменений в течение ее генеалогии, вторая является величиной, изменение которой зависит в равной степени от изменения материальной массы и от изменения окружающих условий, так как проявления деятельности стоят в зависимости от последних. Поэтому пластические признаки, являясь лишь выражением влияния на данный организм окружающих условий, не могут нам служить опорой при наших филогенетических изысканиях» [Белоголовый, 1911, с. 130–131].

Это утверждение Ю.А. Белоголового направлено против бытовавшей в его время точки зрения, что свойства делятся на две группы. Во-первых, это «консервативные» признаки, характер которых объясняется их появлением у предка. Изменение таких признаков не зависит от их деятельности, и оно осуществляется путем отбора вариаций. Соответственно, образование таких признаков предшествует развитию их деятельности. Иными словами, для таких признаков форма обуславливает функцию.

Во-вторых, это «функциональные» признаки, которые формируются как результат проявления их деятельности, то есть для таких признаков функция обуславливает форму. Указывая на путаницу в представлениях различных исследователей по поводу отнесения признака к той или иной группе, Ю.А. Белоголовый признал, что у нас нет способов различить эти две группы, соответственно, все признаки формируются в результате своей деятельности.

Итак, онтогенетические мутации выражают эквипотентность отдельных членов гомодинамного ряда. В таком случае следует говорить о «зависимости экфории² не от зачатков, заложенных в бластогенных признаках, а от реакции органического начала на данную высоту уровня коэффициента его деятельности» [там же, с. 213]. Эта зависимость проявляется в том, что тождественные признаки формируются на различных морфологических единицах, например, форми-

рование атласа происходит в разных метамерах, а на взрослых организмах такие онтогенетические мутации не различимы.

Тождество признаков указывает лишь «на постоянство закона аналогии образования признаков в равных условиях и позволяет нам высказаться в виду своего постоянства лишь в пользу математически точного согласования строения признаков с факторами внешних условий, обуславливающими появление соответствующей деятельности организма» [там же, с. 214]. С этой точки зрения, сравнение онтогенезов может дать любой результат, кроме филогенеза.

Проблема гомологии

На традиционном делении признаков на «консервативные» и «функциональные» основывается различие между *гомологией* и *анalogией*, причем под гомологией понимается тождество признаков, обусловленное их одинаковым происхождением, а под аналогией – тождество признаков, обусловленное одинаковой деятельностью.

Согласно Ю.А. Белоголовому, в случае филогенетических исследований сравнение органов возможно, если справедлива предпосылка, что сравниваемые органы представляют одну и ту же «морфологическую индивидуальность». В таком случае «все пластические признаки, то есть все те признаки, которые являются объектом морфологических изысканий, являются без исключения лишь выразителями отдельных проявлений деятельности основной материальной массы данного организма. Возможность суждения о тождестве последней и, следовательно, о тождестве происхождения тех или иных признаков могла бы опираться исключительно лишь на знание строения этой основной массы» [Белоголовый, 1911, с. 134].

И вот здесь следует вспомнить представления Э. Жоффруа Сент-Илера, который в своем споре с Ж. Кювье пытался обосновать «теорию аналогов». С его точки зрения оценивать гомологию органов следует не путем сравнения органов в целом, а путем сравнения материала, из которого состоят органы [Geoffroy Saint-Hilaire, 1830]. Это свое утверждение он пояснял на примере гиоида кошки, состоящего из девяти костей, и гиоида человека, состоящего из пяти костей. Согласно Э. Жоффруа Сент-Илеру у человека четыре кости были утеряны. Итак, материал органа оказывается структурированным, причем части этого

² Экфория – термин Р. Земона, обозначающий переход энграммы (латентного длительного изменения протоплазмы, остающегося после воздействия раздражителя) из латентного в проявленное состояние [Semon, 1909].

материала могут сравнительно увеличиваться или уменьшаться, вплоть до исчезновения, а также переходить в состав других органов. Таким образом, зная строение материала, можно высказать суждение о гомологии органов. Точнее, имея в качестве предварительной гипотезы суждение о гомологии (тождестве) двух органов, можно установить какие изменения претерпел тот или иной орган.

Но Ю.А. Белоголовый утверждал, что о строении материала (массы) мы ничего не знаем, «так как мы исследуем исключительно лишь проявления этой массы ввиду ее пластических преобразований под влиянием тех или иных проявлений ее деятельности, то совершенно не можем говорить на основании этих сведений о генетическом тождестве различных организмов или их признаков. Наши результаты касаются лишь тождеств отдельных проявлений деятельности этих органических масс и, не зная законов, определяющих это проявление, мы не имеем никакого права делать односторонний вывод о зависимости этих проявлений исключительно лишь от строения основных материальных масс исследуемых организмов и строить на этом основании какие-либо обобщения относительно генезиса этих последних» [Белоголовый, 1911, с. 134].

В пользу высказанной точки зрения Ю.А. Белоголовый привел пример с атласом и эпистрофеем, строение которых сходно у различных позвоночных, и которые могут образоваться из различных сегментов путем онтогенетических мутаций. То есть в отношении конкретных образцов нельзя выяснить – из тождественных сегментов они образовались или из разных. Таким образом, наше суждение об их гомологии может оказаться неверным, и эти образцы являются аналогичными, то есть сформировавшимися вследствие одинаковой деятельности. Учитывая, что сказанное об эквипотентности закладок касается не только гомодинамных элементов, но и любых зачатков вообще, вплоть до бластомеров, Ю.А. Белоголовый признал, что следует все признаки интерпретировать как аналогичные: «мы не имеем никакого права говорить про существование причинности образования тех или иных признаков в силу гомологии закладок, мы можем говорить исключительно лишь про закладку признаков в силу аналогии отношений частей организма к тем или иным проявлениям деятельности организма» [там же, с. 135].

В таком случае, на основании сравнительных исследований мы не можем сделать никаких вы-

водов в отношении филогенеза сравниваемых организмов, так как «образование органа из различных зачатков зависит не от существования гетерогенного образования органов в *филогенезе*, а исключительно лишь от существования вариации в фиксации на тех или иных зачатках, тех или иных проявлений деятельности организма» [там же, с. 136–137].

Итак, в онтогенезе происходит последовательная дифференцировка органов согласно их деятельности, так что на основании сравнительных исследований можно построить лишь «филогению» проявлений деятельности организма. Соответственно, в процессе дифференцировки органов происходит и последовательное разделение деятельности, то есть, говоря современным языком, дифференциация функций. Такая последовательная дифференцировка органов и связанной с ними деятельности происходит до стадии, на которой смена деятельности с последующей дальнейшей дифференцировкой невозможна без дедифференцировки. На этой стадии заканчивается эквипотентность зачатков. Таким образом, можно говорить лишь «о сравнительной давности влияния тех или иных проявлений деятельности организма на те или иные зачатки и, главное, об их отношениях к стадии эквипотентности последних» [там же, с. 144].

В заключительной части Ю.А. Белоголовый сделал вывод о том, что «при сравнении морфологических признаков мы можем говорить лишь про существование аналогий признаков, то есть про существование тождеств морфологических признаков, вызванных одинаковыми отношениями некоторых морфологических единиц к какому-либо одинаковому проявлению деятельности. Гомология, как понятие тождества морфологических индивидуальностей, имеет место лишь при абстрактном топографическом или числовом определении морфологических единиц» [там же, с. 232–233].

Этот вывод указывает на две основные трактовки гомологии. Во-первых, это «материальная» трактовка, восходящая к Э. Жоффруа Сент-Илеру. Согласно этой версии «материал», из которого состоит орган, задает определенное его строение. В таком случае преемственность этого «материала» в последовательности поколений, достигаемая путем передачи зачатков по наследству, обеспечивает тождественность (гомологичность) строения органа в филогенезе. Соответственно, изменения «материала», отражающиеся на строении органов, можно выявить сравни-

тельным методом. По сути, представления о гомологии в современной науке о живом основываются именно на этой трактовке гомологии. Согласно Ю.А. Белоголовому, эта трактовка гомологии является ошибочной, поскольку изменение органов, точнее морфологических индивидуальностей обусловлено не изменением «материала», а характером их деятельности.

Вторая, «абстрактная топографическая» версия гомологии восходит к типологии Р. Оуэна. В силу материализма, даже механицизма своего мировоззрения Ю.А. Белоголовый эту версию никак не обсуждал. Возможно, он видел в ней только абстракцию, которую никак нельзя соотносить с реальностью, тем более что в то время в эмбриологии конкурировали две мировоззренческие концепции: механицизм и витализм. Однако совершенно не обязательно данную концепцию соотносить с неким представлением о реальности. Собственно, «топографическую» концепцию гомологии можно рассматривать как полезную мыслительную конструкцию. По крайней мере, сам термин «гомология», то есть «тождество», предполагает *результат сравнения* двух объектов, то есть как раз такую конструкцию.

Конвергенция и параллелизм

Если с дарвинистской точки зрения эволюция сложного органа происходит путем отбора мало заметных вариаций, происходящих в случайных направлениях, и их дальнейшего суммирования, то с этой точки зрения независимое формирование сложного органа на разной материальной основе маловероятно. Соответственно, предполагается, что такие сходные сложные органы являются унаследованными от общего предка.

В противовес дарвинистской точке зрения Ю.А. Белоголовый выдвинул идею, что именно деятельность органа есть фактор формирования его признаков в онтогенезе. Тогда «если мысль Ламарка о влиянии деятельности органа на появление пластических признаков в филогенезе правильна, то мы должны встретить и здесь случаи конвергенции и параллельного развития, как закономерное явление, повторяющееся каждый раз, как мы встретим равенство гомодинамных рядов у различных организмов при равенстве деятельности отдельных элементов последних» [Белоголовый, 1911, с. 147]. При длительной одинаковой деятельности развитие признаков происходит параллельно.

Эта точка зрения может быть подкреплена палеонтологическими, сравнительно-анатомичес-

кими и экспериментальными данными. Однако сравнительно-анатомическим методом можно установить только конвергенции по отсутствию согласования в строении разных систем органов вследствие вторичного усовершенствования одних систем по сравнению с другими.

Согласно Ю.А. Белоголовому предковые формы крупных групп животных характеризуются обобщенным типом строения, что свидетельствует в пользу предположения о существовании «в филогенезе стадий эквипотентности, когда эквипотентные организмы, оказываясь в равных условиях, становились родоначальниками параллельных линий развития» [там же, с. 157]. Поскольку специализированные признаки появляются «не путем последовательного дихотомического расхождения признаков, а путем независимого появления их в отдельных генетических ветвях. Как таковые признаки выразили здесь не генезис группы, а изменение деятельности ее представителей» [там же, с. 152], то вполне очевидно, что одинаковая деятельность приводит к формированию параллельных ветвей. В качестве яркого примера параллелизма Ю.А. Белоголовый привел *Litopterna* и *Equidae*. При современной изученности ископаемых остатков примеров параллелизмов очень много, а молекулярные данные позволяют выявить параллелизмы и на современных формах. Литература по этой теме многочисленна.

По аналогии с онтогенезом в истории различных групп можно указать на явление *эквипотентности организмов*, встречающееся в различных филогенетических линиях и выражающееся в обобщенных типах, например, в идее стегоцефальности, рептильности, черепахообразности, млекопитаюшности, инсективорности и т.д. Такие организмы на одинаковые условия среды реагируют одинаково, и такие реакции можно обозначить как «*филогенетические мутации*». Однако по мере достижения определенной степени дифференциации организмы приобретают устойчивость, и в случае изменения условий могут проявиться лишь сходные изменения лишь некоторых систем органов, то есть конвергенции, которые можно обозначить как «*филогенетические вариации*». По мере филогенетического развития возможность проявления конвергенций все уменьшается, постепенно приближаясь к нулю [Белоголовый, 1911].

Согласно Ю.А. Белоголовому, обобщенные типы (эквипотентные организмы) представляют собой гетерогенную (полифилетическую) сово-

купность. Поскольку в одинаковых условиях у таких организмов развиваются сходные пластические признаки, то судить по таким признакам о полифилетическом составе группы (гетерогенности ее филогенеза) мы не можем. Поэтому все филогенетические реконструкции являются произвольными.

На основании этих соображений Ю.А. Белоголовый предположил полифилетизм в развитии животных. Точку зрения дарвинистов о монофилетическом происхождении живого он посчитал несостоятельной именно в теоретическом отношении. Так, согласно дарвинистам первоначальные организмы должны быстро размножиться и заселить всю Землю, в результате чего наступает перенаселение, ожесточенная борьба за существование и жесткий отбор. Однако дарвинисты также признают существование и противоположного явления, когда организмы, оказываясь в изоляции, длительное время сохраняют неизменными свои признаки, то есть между ними исключается борьба за существование и отбор. В таком случае, «если первое положение о том, что немногие первые организмы должны были перенаселить землю и создать условия острого отбора правильно, то очевидно, что и во втором случае в ограниченном пространстве должны были возникнуть немедленно явления перенаселения занятого этими организмами пространства и, как следствие последнего, острый отбор. Эволюция этих организмов направилась бы, быть может, отлично от эволюции остального населения земной поверхности, но была бы во всяком случае столь же значительна, как и последняя, если даже не более, вследствие более легкой перенаселяемости малого пространства, нежели большего» [Белоголовый, 1911, с. 220].

Итак, возникновение жизни – это период в истории Земли, в котором различия между организмами заключались не в их внешнем виде, а в объеме их внутренней энергии. В отношении энергетики организмов в этом периоде были три фазы: рост, максимум (оптимум) и снижение. В этом периоде возникли миллионы исходных организмов, давшие начало параллельным и расходящимся ветвям.

В отношении филогенеза, то есть качественной дифференцировки признаков, отдельных групп Ю.А. Белоголовый утверждал, что он начинается со стадии эквипотентности, стадии обобщенного строения. На этой стадии любой организм может дать начало ветви дифференцирующихся в том или ином направлении организ-

мов, причем «постепенно в строении организма появляется дифференцировка качественных различий, характерных для тех или иных определенных комбинаций условий его жизни. Чем больше будет период, в течение которого организм оказывался в сфере влияния определенных качественных условий, чем последовательнее в определенном направлении проявились по мере нарастания его коэффициента деятельности пластические признаки, характерные для данной среды, тем больше будет тот пассив пластических признаков, который необходимо дедифференцировать при перемене организмом условий своего существования и необходимости вследствие этого образования новых качественных отличий в пластических признаках. Этот пассив образует как бы основание, на котором проявляются новые качественные изменения.

По мере дальнейшего приближения к максимуму коэффициента деятельности, это основание будет становиться все больше и больше и, наконец, сделается уже неизменяемым. В онтогенезе эти пластические изменения, вызванные слишком поздним перемещением проявления деятельности, вызывают неправильности в качественном строении признаков, которые я выделил под названием онтогенетических вариаций. Проводя параллель с онтогенезом, я назову и запоздание этих перемещений в филогенезе «филогенетическим вариациями» [там же, с. 225–226].

Итак, в основании филогенетической вариации находится остаток основания, выработавшегося в предшествующей комбинации условий жизни организма. По остаткам этих оснований, которые принимаются за морфологическую индивидуальность, определяется гомология в филогенетическом методе. Изменения, наслоившиеся на морфологическую индивидуальность, рассматриваются как явления в генезисе данных организмов. Однако по пластическим признакам невозможно сделать заключения о генетических отношениях между организмами:

«Форма с очень крупным коэффициентом деятельности, превышающим как энергию своих современников, так и размер требования затраты последней в данный момент, будет, благодаря слабой качественной дифференцировке своих признаков, принята за примитивную обобщенную форму сравнительно с более слабыми своими современниками, находящимися уже либо в стадии высшего напряжения своей энергии, а следовательно, и в полном разгаре развития своей качественной дифференцировки признаков,

либо даже в стадии окончательного вымирания. Не зная конкретной филогении различных организмов и не имея возможности исследовать внутреннее строение органических масс, мы не имеем в руках никаких данных для выяснения этого первостепенного по своей важности вопроса принципиального различия между энергией различных организмов. Сравнивая организмы, расположенные в плоскости исследуемого момента, мы не знаем в каком отношении они находятся к космическому процессу повышения темпа жизнедеятельности на Земле. Не зная же этого, мы не можем их разбить на генетические группы и определить то положение, которое эти организмы занимали в истории животного царства» [Белоголовый, 1911, с. 228].

Ну и общий вывод в отношении сравнительного метода: «в область сравнительной морфологии не может входить изучение филогении, а лишь исключительно изучение эволюционной изменчивости. Строение организмов сравнительная морфология должна рассматривать как результат естественных экспериментов влияния среды на организмы и с этой стороны путем сопоставлений стремиться выделить основные законы, определявшие результаты этих опытов. В этом виде сравнительная морфология должна стать в своем роде описательной физиологией» [там же, с. 234].

Деятельностная концепция организма и эволюции

В отношении роли внешних условий в формировании пластических признаков Ю.А. Белоголовый заметил, что существуют две точки зрения: ламаркистская, придающая исключительное значение функционированию (упражнению или неупражнению) органов, и дарвинистская, рассматривающая окружающие условия как фактор отбора. Он отверг как ламаркистскую, так и дарвинистскую точку зрения, как отражающие идею равенства влияния условий на все организмы.

Так, с ламаркистской точки зрения все организмы одинаково реагируют на изменение окружающих условий, а с дарвинистской позиции все организмы находятся в одинаковых условиях борьбы за существование. Сам Ю.А. Белоголовый считал, что организмы находятся в неодинаковых условиях вследствие разности их энергетики.

Условия внешней среды он разделил на две группы. Во-первых, это физико-химические условия, зависящие от космической истории

В настоящее время филогенетические отношения между группами живых существ определяются, главным образом, на основании молекулярных данных. И здесь можно указать на серьезную перестройку всей системы отношений – от видов до царств. Так, обнаружено множество криптических видов, то есть видов, не различимых по морфологическим признакам, но представленных разными «монофилетическими» линиями последовательностей ДНК. Причем молекулярные филогении значительно увеличили количество параллелизмов. Так, например, отряд насекомых Insectivora разделили на три отряда: Macroscelidea, Afrosoricida и Eulipotyphla.

Если принять относительную самостоятельность двух структурных уровней: молекулярного и организменного, то было бы крайне важно проинтерпретировать несходство систем отношений между таксонами на этих уровнях. Принимая нейтральный характер изменений на молекулярном уровне, можно считать, что отношения между молекулами ДНК отражают как раз филогенетические связи. Тогда отношения между таксонами, определенные на основании сравнительно-анатомических данных, отражают их эволюцию в определенных условиях среды. И параллелизмы показывают, что в сходных условиях эволюция осуществляется в одинаковых направлениях.

Земли и обуславливающие *количество работы*, производимой организмом. Во-вторых, это факторы прямого влияния на организмы или факторы отбора: ландшафт, климат и т.п. Они обуславливают *качество работы*, производимой организмом.

Первые условия определяют то, что «данная площадь Земли в течение космической истории последней оказывалась способной прокормить различное количество организмов, независимо от каких-либо физико-географических изменений ее поверхности исключительно лишь в силу изменений в течение истории Земли сравнительной благоприятности состояния материи для проявления жизни» [Белоголовый, 1911, с. 169–170]. Согласно некоторым эволюционным гипотезам, когда-то на Земле существовали особо благоприятные условия, в которых было возможно непосредственное образование организмов. Затем условия ухудшились, и в них оказалось возможным лишь поддержание жизнедеятельности уже

существующих организмов и увеличение их численности за счет размножения.

В первоначальных условиях количество работы, необходимое для поддержания жизни, приближалось к нулю, соответственно, «по мере приближения размера работы к нулю приближается к последнему и степень проявления организмом приспособления к какой-либо деятельности, то есть будут отсутствовать у него все внешние морфологические признаки, позволяющие нам различать организмы друг от друга. Организмы в первом периоде должны были быть поэтому аморфными, различаясь друг от друга лишь своим внутренним физико-химическим строением, обеспечивающим различную энергию их жизнедеятельности» [Белоголовый, 1911, с. 172]. Согласно Ю.А. Белоголовому, эти организмы возникли независимо друг от друга, и сходство их строения не является свидетельством их внутреннего тождества (гомологии).

По мере ухудшения условий увеличивалось количество работы, необходимой для поддержания жизни, соответственно, должно было нарастать количество пластических признаков, выражающих коэффициент деятельности, причем на начальной стадии коэффициент деятельности увеличивался незначительно, поэтому изменения среды могли вызвать лишь общие изменения особенностей организации. По достижении организмом максимума напряжения внутренней энергии, коэффициент его деятельности также достигает наибольшего размера, что выражается в наибольшем количестве пластических признаков, отражающем широкое видообразование, причем «увеличение напряжения работы организмов вызвало, как свое следствие, увеличение точности согласования их признаков с окружающей средой, то есть появление многочисленных специальных признаков» [там же, с. 182].

Однако увеличение коэффициента деятельности имеет свой предел, после достижения которого при ухудшении условий происходит не дальнейшее увеличение пластических признаков, а вымирание организма. Между количеством работы, необходимым для проявления жизненных процессов, и количеством эквипотентных организмов, населяющих единицу площади, существует обратная зависимость. Также, за исключением этапа происхождения жизни, в каждый момент на Земле живут организмы с разным количеством энергии, соответственно, с разным коэффициентом их деятельности. Отсюда следует, что «на данной единице площади количество

населяющих эту площадь особей данного вида будет пропорционально той внутренней энергии, которой этот вид обладает для поддержания своей жизни» [там же, с. 182].

Таким образом, при сравнении организмов необходимо оценить количество энергии, которой они обладают. При равенстве энергии должна быть параллельность фаз развития пластических признаков и одновременность фазы вымирания. Соответственно, если сравниваемые организмы обладают разным количеством энергии, то они должны находиться на разных фазах развития. Из сказанного следует, что в истории Земли должна наблюдаться периодичность развития организмов, которая «должна выразиться в виде существования периодов выделения коэффициентов деятельности организмами, периодов максимума последних и, наконец, периодов вымирания. Если бы все организмы обладали равной энергией и, следовательно, относились бы одинаково к окружающим условиям, то эта периодичность выразилась бы в общем периоде всего организованного мира. В противном случае в связи с разницей в размерах энергии у различных организмов мы встретимся с чередованием отдельных периодов и нам удастся выделить в истории Земли несколько подобных периодов, распространяющихся на более или менее обширные группы животных» [там же, с. 174].

В качестве наглядного примера эволюции такого типа Ю.А. Белоголовый привел историю развития группы млекопитающих. Так, по малочисленным остаткам нижних челюстей в юрском и меловом периодах можно сказать, что в то время млекопитающие были мало специализированными мелкими зверьками с ограниченным количеством пластических признаков. С началом третичного периода происходит резкое увеличение количества признаков, отражающее распад группы млекопитающих на совокупность систематических групп, причем это изменение происходило на фоне смены общих условий поверхности земной коры, в первую очередь, изменения соотношения между сушей и морем. В олигоцене происходит выделение всех отрядов зверей, а затем их дальнейшее дробление на подтаксоны. С миоцена уже начинается вымирание некоторых отрядов.

Здесь следует вспомнить «закон неспециализированного предка» Э. Копа, согласно которому новые группы возникают от примитивных неспециализированных предковых групп, «закон прогрессирующей специализации» Ш. Денере,

согласно которому группа, вступившая на путь специализации, в своей дальнейшей эволюции будет идти в направлении более узкой специализации, которое, возможно, закончится ее вымиранием. Частным случаем этих двух законов является увеличение размеров тела организмов в филогенезе, достигающее максимума перед вымиранием. Ю.А. Белоголовый объяснял это правило с той точки зрения, что с увеличением размеров особи увеличивается и количество производимой ею работы. Таким образом, в концепции Ю.А. Белоголового под эти законы подводится общее основание.

Итак, факторы первой группы обуславливают количественное изменение коэффициента деятельности, что позволяет упорядочивать организмы «по вертикали» – в сторону понижения таксономических рангов. Факторы второй группы обуславливают качественное различие в деятельности разных организмов, что выразится в различных морфологических признаках и позволяет упорядочивать организмы «по горизонтали» – описать распределение таксонов одного ранга в рамках таксона более высокого ранга.

Значимость факторов второй группы для организации живых существ, согласно Ю.А. Белоголовому, заключается в следующем. Если обозначить энергию жизнедеятельности как A , то в начальный период работа для поддержания жизнедеятельности организма была незначительной (приближалась к нулю). В этом случае различия в окружающей среде не имеют значения, так как необходимый минимум работы для поддержания его жизнедеятельности организм может совершить в любых условиях. Соответственно, отсутствует необходимость и в дифференцировке организма.

По мере ухудшения условий организму для поддержания его жизнедеятельности необходимо совершить работу, требующую затраты энергии x , причем чем больше затрата энергии, тем сильнее дифференцирован организм: «Производство известной работы уже ставит организм в неизбежность согласования механизмов этой работы, то есть пластических признаков, с особенностями этой работы, то есть с теми условиями, в которых организму приходится ее проявлять. Пока x еще мал, значение подобного согласования невелико и организм данный небольшой размер работы может произвести, приравливаясь лишь к некоторым общим элементарным требованиям окружающей среды, так как частные особенности последней являются пока еще для него

несущественными» [Белоголовый, 1911, с. 186–187]. Соответственно, небольшая дифференцировка организма будет выражаться в обобщенном характере его признаков. По мере приближения x к A возрастает коэффициент деятельности организма и, тем самым, увеличивается влияние окружающей среды на организацию, которое будет выражаться во все усиливающейся адаптации – согласовании признаков с параметрами среды.

Когда x достигнет или превысит A , то энергии уже будет недостаточно для поддержания жизни. Прекратится дальнейшая дифференцировка и начнется вымирание. Сохранение таких специализированных организмов возможно в изолированных районах, где еще сохранились благоприятные условия для жизнедеятельности.

На этом основании Ю.А. Белоголовый утверждал параллелизм онтогенеза и филогенеза: «филогенетическое развитие признаков является тождественным с онтогенетическим. Как и в последнем, изменение качественного характера признаков в филогенезе не может не сопровождаться образованием новых признаков, качественное преобразование признаков в этих случаях не является, как это можно было бы ожидать, простым перемещением признаков новыми признаками, а является добавлением имеющихся налицо признаков новыми признаками, приспособленными к другому роду деятельности. Как и в онтогенезе, это добавление сопровождается очень часто явлениями дедифференциации первичных признаков, что и скрывает от наших глаз характер количественного увеличения признаков» [там же, с. 190].

Эта деятельность по образованию новых признаков уменьшается по мере увеличения затрат энергии на жизнедеятельность. Собственно, уменьшение количества дифференцирующих признаков у подтаксонов по сравнению с надтаксонами выявлено статистически [Поздняков, 2005].

Согласно Ю.А. Белоголовому, на разных стадиях филогенеза отбор имеет различное значение. Так, на первой стадии при избытке энергии жизнедеятельности фактором отбора является количество внутренней энергии, соответственно, «выживающими организмами являются формы, энергия которых значительнее, нежели у других организмов, иначе говоря, формы, которые оказываются в состоянии в течение более продолжительного периода сохранить обобщенность своего строения. Вымирающими формами явля-

ются наоборот те формы, которые одновременно с ними разовьют до максимума свой коэффициент деятельности и будут, следовательно, наиболее значительно дифференцированы пластически. Эти последние, несмотря на их сравнительно с первыми более высокое совершенство пластических признаков, явятся благодаря своему меньшему количеству энергии как бы организмами низшего порядка сравнительно с первыми» [Белоголовый, 1911, с. 192].

На этой стадии фактором развития является способность к дифференцировке организации, обусловленная увеличением количества работы, необходимой для поддержания жизнедеятельности. В завершении этой стадии формируются основные архитектурные планы строения, то есть типы организации. Эта филогенетическая стадия «соответствует периодам эквипотентности гомодинамного ряда в онтогенезе, когда возможно вследствие отдельных мутаций перераспределение эквипотентных единиц между различными проявлениями деятельности» [там же, с. 194].

На второй стадии, когда достигнуто максимальное напряжение энергии, и организмы обладают одинаковым количеством энергии, фактором отбора являются качественные различия признаков, то есть «сравнительная экономия в трате энергии, достигнутая организмом путем согласования своих признаков с окружающей средой. Соревнование определяется большей или меньшей точностью качественного согласования признаков с условиями жизни организма и приводит поэтому к накоплению ряда качественных различий между организмами. Мы можем сказать, что здесь происходит дифференцировка организмов по условиям их жизни. Чем больше коэффициент деятельности данных организмов, то есть чем большее количество признаков они вырабатывают, тем точнее проведется этот процесс, тем большее разнообразие комбинаций окружающих условий отразится на строении этих организмов и тем больший распад группы произойдет в этот период» [там же, с. 193].

Эта филогенетическая стадия имеет соответствие и в онтогенезе. Так, «став гетеропотентными и фиксировавшись на данных условиях деятельности, организмы в этом периоде вырабатывают настолько сильно специализированные признаки, что перемена тех условий, с которыми эти признаки согласованы, приводит уже не к созданию ряда новых признаков, требующихся новыми условиями деятельности, как это было в стадии эквипотентности, а к образованию ряда

патологических явлений. Эти-то патологические явления в особенно наглядном виде и наблюдает экспериментальная морфология, когда при своих опытах резко меняет условия жизни высших организмов» [там же, с. 195].

Как заметил Ю.А. Белоголовый, в свете его представлений об увеличении затрат энергии для обеспечения жизнедеятельности в историческом развитии объясняется *закон необратимости эволюции*, эмпирически установленный Л. Долло.

В своем историческом развитии не мелкая группа путем накопления разнообразия переходит в крупную, как это принимается в дарвинизме, а наоборот крупная группа «дробится на мелкие при согласовании своих особенностей не с общими характерными особенностями всего ареала, а с особенностями отдельных участков последнего в момент обострения своих условий жизни. Группа, дробящаяся на отчетливо крупные единицы, в силу этого будет более жизнеспособна, нежели группа, дробящаяся на более мелкие единицы, так как первая стоит дальше от вымирания и, следовательно, влияния частных особенностей условий ее жизни, нежели вторая, и тот факт, что в единой группе в пределах ее населения появятся признаки ее дробления, будет служить нам указанием не на процветание данной группы, как это сейчас принято, а на появление дальнейшего шага по пути ее вымирания» [там же, с. 195–196].

Итак, группа в цикле развития проходит три фазы: 1) фаза преобладания энергии над работой; 2) фаза максимума, то есть фаза равновесия между величиной энергии и работы; 3) фаза перевеса работы над энергией, приводящая к вымиранию.

Различные мыслители придерживались аналогичной точки зрения, что таксоны в своем развитии проходят несколько стадий, заканчивающихся вымиранием, например Э. Геккель, А. Хайат, Д.Н. Соболев, А. Вандель, О. Шиндевольф. По оценке Ю.А. Белоголового, органический мир Земли находится в начале стадии колоссального вымирания.

В онтогенезе наблюдается та же картина: количество работы, осуществляемое организмом, в процессе онтогенеза увеличивается. На начальных стадиях онтогенеза коэффициент деятельности организма очень мал, и развитие организма осуществляется за счет пластических запасов, переданных зародышу материнским организмом. Этот запас позволяет зародышу какое-то время существовать в недифференцированном состоянии. У высокоорганизованных организмов на

этой стадии зародыш изолируется различными оболочками от непосредственного влияния внешней среды.

По мере истощения материнских запасов в зародыше формируются пластические признаки, а также возрастает коэффициент его деятельности, причем «максимум признаков в данном индивидуальном цикле достигается опять-таки тогда, когда зародыш достигнет равенства в своих отношениях к окружающей среде с материнским организмом, то есть станет взрослым» [Белоголовый, 1911, с. 199].

В отношении количественных изменений процесс нарастания напряжения энергии в зародыше и увеличение количества его пластических признаков тождествен процессу, пройденному организмом в филогенезе. Но если в филогенезе причиной изменений является постепенное изменение внешних факторов, то в онтогенезе причиной изменения будет истощение избыточного количества энергии, переданной материнским организмом.

В случае качественного влияния внешних условий возникает проблема передачи качественных изменений потомству. Ю.А. Белоголовый считал, что эта проблема решена в мнемонической концепции Р. Земона. С этой точки зрения «общую последовательность проявления в онтогенезе качественных изменений мы можем себе объяснить как известное проявление энграмм, образованных раздражением организма окружающими условиями, во-первых, требованием известного напряжения энергий и, во-вторых, требованием определенного качества работы, производимой за счет этой энергии, повторением в онтогенезе первого из этих двух раздражений в качестве экфорирующего Reiz'a [проявляющейся энграммы]» [там же, с. 202].

Благодаря этому «механизму» филогенез повторяется в онтогенезе, но с определенными изменениями, обусловленными тем, что в онтогенезе происходит не только экфория палингенетических качественных реакций, но и идет изменение признаков развивающегося организма под непосредственным влиянием внешних условий.

Согласно схеме Ю.А. Белоголового, чем древнее стадия онтогенеза, тем меньше точность экфории палингенетических признаков, так как прошло большее количество поколений и, соответственно, больше наслоилось искажений при экфории. В случае конечных стадий чаще всего качественное влияние окружающей среды более согласовано с экфорией признаков и усиливает

эффект проявления свойств. Однако в качестве побочного эффекта такое влияние среды приводит к крайней специализации, при которой теряется пластичность онтогенеза и непредвиденное изменение условий приводит к гибели организма.

Геккелевские ценогенезы Ю.А. Белоголовый интерпретировал как эмбриональную изменчивость признаков, то есть как «изменчивость пластических признаков организма в течение его перехода в индивидуальном цикле от изолированного от окружающих условий состояния ранних эмбриональных стадий к полному непосредственному взаимодействию с последними, иначе говоря, в периоде от минимума до максимума работы в течение его индивидуального цикла» [там же, с. 206]. Согласно Ю.А. Белоголовому эта эмбриональная изменчивость интерпретируется учеными как врожденная изменчивость, то есть как необъясняемая непосредственным влиянием внешней среды. С этой же точки зрения в отношении приобретенных признаков можно указать конкретный фактор среды, их вызвавший.

По мнению Ю.А. Белоголового, в контексте его представлений различия между врожденными и приобретенными признаками несущественны. Признаки следует подразделять в соответствии с другим критерием, в качестве которого может быть принята во внимание «лишь разница их появления во времени в индивидуальном цикле. Является ли признак в течение периода нарастания энергии жизнедеятельности организма, то есть онтогенеза, или же признак является в период истощения организма, когда организм, сделавшись взрослым, то есть достигнув максимума энергии жизнедеятельности в индивидуальном цикле, переходит в стадию отмирания» [там же, с. 208].

С этой точки зрения изменчивость признаков следует подразделять на *эмбриональную изменчивость* и *изменчивость взрослого организма*. Так как на основании имеющихся данных можно сделать вывод о том, что передача потомству раздражений, полученных во взрослом состоянии, минимальна, то именно эмбриональная изменчивость является фактором качественных изменений пластических признаков. Это сказывается «в заключительный период жизни организма, когда вместе с максимальным напряжением его энергии поднимается до максимума и значение для организма согласования его признаков с качественными особенностями окружающей среды» [там же, с. 209].

Экспериментальная проверка концепции

Оценивая строение организмов как «результат естественных экспериментов влияния среды на организмы», Ю.А. Белоголовый провел собственные опыты по изменению строения организмов [Белоголовый, 1915]. Сначала он сформулировал общий подход к проведению исследований и концепцию, подлежащую проверке. Так, рассматривая развитие науки о живом по аналогии с развитием химии, Ю.А. Белоголовый указал, что ранее признак трактовали как особенность организма, присущую ему при любых внешних воздействиях. Это неправильная трактовка, о чем говорит широкая изменчивость. Признак следует трактовать как условную реакцию организма, формирующуюся при определенных условиях³. Основной фактор, вызывающий такие реакции, – это деятельность органа. На этом основании Ю.А. Белоголовый критически относился к филогенетикам и дарвинистам и считал, что главной задачей науки о живом является изучение организмов в связи с их деятельностью: «живое тело нужно исследовать в состоянии его работы», и «условия этой работы и ее влияние на весь организм и должны быть краеугольным камнем исследования реакций организма» [там же, с. 6].

Также необходимо сказать, что, согласно Ю.А. Белоголовому, в работе (деятельности) организма следует различать две составляющие: *количество* (размер, величину) работы и *качество* (свойство) этой работы. Например, при низкой численности жертвы хищник затратит на поиск и поимку добычи гораздо больше энергии, чем при высокой численности жертвы, что выразится в количественных различиях в деятельности. Также неспециализированный хищник затратит больше работы при поиске и поимке добычи, чем хищник, специализирующийся на конкретном виде жертвы, что выразится в качественных различиях в деятельности. Вполне очевидно, что специализированный хищник характеризуется большей произ-

водительностью работы, то есть более высоким коэффициентом напряжения энергии.

Таким образом, специализация, заключающаяся в усложнении строения органов и увеличении их количества, связана с производительностью (эффективностью) деятельности организмов. С этой точки зрения эволюционный процесс «в своем основном цикле, выражающем прогресс организмов, как раз и выражает явление перехода организмов к более производительным орудиям труда. Действительно, критерием этого прогресса является переход организмов от более простых и обобщенных органов (орудий труда) к более сложным и более специализированным. Понятие о совершенстве организации, об ее высоте совпадает у нас с понятием о сложности и главное специализации органов. Чем выше стоит в наших глазах в “филогенетической” лестнице животное, тем сложнее и специализированнее его органы, тем большее количество признаков выделяется нами при характеристике его организма» [там же, с. 9].

Таким образом, эволюция организмов выражается в совершенствовании органов, экономящих их энергетические (силовые) траты.

Поскольку, по мнению Ю.А. Белоголового, онтогенез представляет собой параллельный эволюции процесс, то с излагаемой точки зрения его можно интерпретировать следующим образом. Развитие зародыша начинается в благоприятных условиях, созданных родителями, так что малодифференцированные органы с малой эффективностью в этих благоприятных условиях позволяют обеспечить благополучное существование зародыша. По мере развития зародыша условия ухудшаются, но его органы дифференцируются, и увеличивается их эффективность. Ухудшение условий достигает максимума, когда растущий организм, достигнув нормального размера, оказывается в одинаковых условиях со взрослыми особями. Именно более благоприятными условиями развития по сравнению с взрослой жизнью Ю.А. Белоголовый объяснял большое разнообразие путей развития на ранних этапах онтогенеза. Исходя из этих утверждений, он сформулировал условие их эмпирической проверки: если «онтогенез – это процесс последовательного ухудшения условий существования организма, в течение которого дифференцировка его органов соответствует тому напряжению работы, которая совершается в каждый данный

³ Вот сходная точка зрения исследователя, придерживавшегося совершенно иных теоретических убеждений: «не существует вообще никаких наследственных признаков – наследуются только факторы, определяющие “нормы реакции” организма, все же его “признаки” есть результат более или менее сложных реакций изменяющегося организма на всю цепь как внешних, так и, особенно, внутренних изменений, которые имели место в течение его индивидуального развития» [Шмальгаузен, 1939, с. 201–202].

момент в зародыше, то из этого логически следует, что, парализуя действие этого фактора, мы должны остановить процесс развития зародыша» [Белоголовый, 1915, с. 12]. Точно так же, если развитый зародыш поместить в лучшие условия жизни, то он должен пройти дедифференцировку. Для проверки своей идеи он провел серию опытов с развитием икринок и зародышей разных стадий чесночницы (*Pelobates fuscus*) и травяной лягушки (*Rana temporaria*), которых подсаживал в полость тела взрослых особей.

Предварительные результаты экспериментов были опубликованы на немецком языке в 1914 году [Belogolovy, 1914], а в следующем году вышла монография на русском языке [Белоголовый, 1915], в которой кроме изложения результатов также дана их теоретическая интерпретация.

Опыты показали, что выжившие зародыши претерпевали дедифференцировку. Их органы либо совсем деградировали до отдельных клеток, либо изменялись в связи с приобретением новых функций, например хорда. Деградировавшие клетки в большинстве своем принимают амебовидный облик; также у некоторых клеток обнаружено сильное развитие вакуолей. По мнению Ю.А. Белоголового, сильная вакуолизация клеток происходит при их участии в процессе обмена, тогда в них складываются продукты распада. Также очень часто клетки образуют синцитий. По его мнению, дегенерация зародышей обусловлена, в первую очередь, новыми условиями питания. На основе полученных результатов Ю.А. Белоголовый сделал ряд выводов, из которых, на мой взгляд, главным является то, что утрачивается целостность зародыша, то есть органы в процессе дедифференцировки утрачивают внутренние корреляции друг с другом вплоть до проявления полной самостоятельности некоторых органов. Очевидно, что утрата одних связей открывает возможность формирования других связей: «и клетки, и органы, освобожденные от внутренней зависимости, получают широкий простор к новым комбинациям. Эти комбинации могут быть направлены либо: а) в сторону воссоздания многоклеточной особи самостоятельного характера, либо б) в подчинении расплывающихся частей особи хозяина, придаточными органами и тканями которого эти части становятся, либо в) в образовании совершенно независимых одноклеточных индивидуальностей» [там же, с. 86].

В некоторых случаях наблюдались настолько своеобразные изменения, «которые мы не можем

себе истолковать иначе как попытки создания биологических циклов, приспособленных к новым условиям жизни» [там же, с. 72].

Интерпретируя результаты опытов в контексте эффективности деятельности живых единиц, Ю.А. Белоголовый считал, что в опытных условиях они получили достаточное количество энергии, поэтому необходимость в комплексе отпала, что привело к разрушению связей между ними и их индивидуализации. С этой точки зрения он трактовал образование злокачественных опухолей как следствие индивидуализации отдельных клеток.

На основании своих экспериментов и в контексте энергетической трактовки единиц жизни Ю.А. Белоголовый выстроил следующий иерархический комплекс живых единиц: клетка – орган – организм – колония организмов. Деятельность единиц на каждом уровне этого комплекса можно выразить «работой по освобождению некоторого количества свободной энергии. Это количество свободной энергии частью идет в свою очередь на процессы добывания, всасывая и сжигания тех материалов, которые освобождают эту энергию. Свободный остаток поступает на созидание новых единиц жизни того же типа» [там же, с. 106].

Здесь Ю.А. Белоголовый проводил аналогию между живыми единицами и машинами, сделанными человеком. По его представлению, единица жизни – это машина, сама добывающая себе топливо на поддержание своей работоспособности, а излишек (полезную энергию) использующая на самовоспроизводство. Естественно, производительность машины будет зависеть от того, какой процент освобожденной энергии она способна обратить в полезную энергию при одинаковом количестве освобожденной энергии. Если требуется одинаковое количество полезной энергии, то менее эффективные живые единицы будут вынуждены добыть большее количество общей энергии, то есть совершить большее количество работы.

Если в определенных условиях обитания количество добываемой энергии недостаточно для осуществления деятельности, то живые единицы объединяются в комплекс, внутри которого поддерживаются условия, достаточные для осуществления деятельности участников комплекса. Таким образом, деятельность комплекса в целом направлена на создание благоприятных условий для его участников и на самовоспроизводство комплекса. Образование комплекса – это способ

экономии энергии, обусловленный повышением производительности работы. Ю.А. Белоголовый иллюстрирует это утверждение аналогией из промышленности, например кустарное производство менее эффективно по сравнению с фабричным. Увеличение эффективности комплекса связано с его усложнением, причем «чем сложнее вследствие этого комплекс и чем большее количество работы он расходует на созидание внутри себя условий, в которых могла бы совершаться индивидуальная работа, жизнь, образующих его единиц жизни, чем, наконец, вследствие этого сильнее в нем центростремительные силы, обуславливающие в наших глазах более яркое представление о нем, как о едином целом, тем менее будет свободного запаса энергии у отдельных единиц жизни не захваченного общей работой комплекса и тем меньше будут в состоянии его единицы проявлять явления индивидуальной созидательной работы» [Белоголовый, 1915, с. 108–109].

Таким образом, свои опыты Ю.А. Белоголовый интерпретировал с редуционистской точки зрения: «организм в своем целом является совершенно условным понятием, всецело подчиненным тем условиям, в которых приходится работать образующим его единицам жизни, и работа его в целом есть только часть работы всех особей этого коллектива, по которой нам можно было только судить об относительной выгодности его образования, но отнюдь нельзя было бы судить об абсолютной работе единиц жизни, его образующих» [там же, с. 109].

В контексте своей концепции Ю.А. Белоголовый предложил новую трактовку понятий *нормы* и *патологии*. Он предложил различать эти состояния для комплекса в целом и для единиц, составляющих комплекс. В первом случае в норме развивается форма, типичная для вида, а при патологии типичная форма неспособна развиваться. Во втором случае критерием является жизнеспособность живого существа или его частей: если они живы, то условия являются нормальными, если погибли, то – патологическими. С этой точки зрения существование в новых условиях (в брюшной полости) является нормой, однако в этих новых условиях способен существовать не типичный комплекс, а измененный. Первым этапом изменения комплекса является дедифференцировка органов, затем начинается формирование структур, способствующих выживанию при новом образе жизни, в первую очередь, других органов питания и выделения.

Процесс распада комплекса на составляющие его единицы и дальнейшую организацию этих единиц в новый комплекс Ю.А. Белоголовый описывал в терминах *растворения* и *кристаллизации*. Признавая организм как условное понятие, он интерпретировал среду как растворитель, в котором «единицы жизни могут индивидуально выполнять присущий им круговорот энергии» [там же, с. 123]. Описанным явлениям Ю.А. Белоголовый приписал механический характер, то есть считал, что они принципиально не отличаются от растворения твердого тела. Только, учитывая собственную активность частиц раствора, его следует называть живым раствором организмов. А процесс кристаллизации, то есть образование живых единиц в комплекс можно сопоставить с *симбиогенезом*.

* * *

Эволюцию организмов Ю.А. Белоголовый свел к процессам усложнения и упрощения их строения. Согласно этой точке зрения:

«1) Усложнение организации есть результат увеличения количества единиц жизни организмов. Обратный процесс упрощения есть результат падения этого количества работы.

2) Процесс образования органов есть процесс, подчиненный двум факторам: “количественному”, как фактору появления признаков, и “качественному”, как фактору, обуславливающему тот вид, который принимает появляющийся признак» [Белоголовый, 1915, с. 130].

Основной интерес представляет процесс усложнения, который заключается в образовании комплексов единиц высших структурных уровней. Как заметил Ю.А. Белоголовый, в его время этот процесс объяснялся с двух точек зрения: дарвиновской и ламарковской. Согласно первой точке зрения процесс усложнения обусловлен внутренними изменениями организмов, причем «каждый признак невольно сливается с определенной геной – составной частицей яйцевой клетки, в которой она уже присутствует, как некоторая, хотя и невидимая, но вполне выраженная, автономная особенность» [там же, с. 130].

Согласно другой точке зрения, этот процесс зависит от различных физиологических факторов. И в объяснении ламаркистов Ю.А. Белоголовый обнаружил логическую неувязку, определяющую неуспех этого направления. Эта нелогичность не была осознана ламаркистами XX столетия, как и не осознается сторонниками эпи-

генетической теории эволюции в наше время, поэтому я приведу довольно длинную цитату:

«У последней школы остается одна коренная недомолвка, это то, что для нее при допущении физиологических факторов изменения морфологических признаков, организм как таковой все-таки представляется в виде комплекса морфологических особенностей. Вследствие этого эта школа невольно впадала постоянно в противоречие сама с собой, так как ей нужно было одновременно доказать и изменяемость признаков в силу физиологических факторов и стойкость таких изменений и главное их независимость от физиологических факторов. Это противоречие создало уязвимое место этой школы, его ахиллесову пяту, вопрос о так называемых благоприобретенных признаках, то есть о признаках, полученных в силу физиологических факторов и уже в дальнейшем не изменяемых под их влиянием. Этот вопрос, сам по себе представляющий полнейший *pensens*, явился между тем как раз тем пунктом, о который разбивались воззрения этой школы, так как она ставилась на открытую физиологическую точку зрения и не решалась признать полную зависимость строения органов от существующего в каждую данную единицу времени соотношения факторов окружающей среды и организма, неуклонно изменяющегося за их изменением. А это обстоятельство естественно вытекало из ее точки зрения и не могло быть высказано лишь в силу унаследованных от прошлых времен воззрений на организмы, как на комплексы морфологических особенностей, обуславливающих необходимость для ее адептов признания существования стойких морфологических признаков, которые и определяли бы в каждом отдельном случае понятие о “виде”» [Белоголовый, 1915, с. 131].

Сам Ю.А. Белоголовый считал, что его опыты могут быть объяснены с ламаркистской точки зрения, но с учетом критического замечания, то есть морфологическая устойчивость организма есть результат соотношения между: 1) особенностями жизненных единиц, из которых составлен комплекс (их процентом полезной энергии); 2) «количественными» факторами окружающей среды (эффективностью использования энергии); 3) «качественными» факторами – конкретной обстановкой, в которой живет организм. С его точки зрения, невозможно добиться значительного изменения строения организмов путем перемены условий жизни взрослых особей, так как такое изменение зависит от дедифференцировки, даю-

щей возможность сформировать новые органы и признаки. Соответственно, чем на более ранние стадии онтогенеза осуществляется воздействие, тем более сильных изменений можно добиться.

По мнению Ю.А. Белоголового, если допустить однократное зарождение жизни в виде многочисленных прототипов, то это следует расценивать как чудо. Однако если допустить, что жизнь зарождается при определенных условиях, то этот процесс должен иметь закономерный характер, соответственно, придется принять, что жизнь на Земле зарождалась неоднократно.

В пользу множественного зарождения жизни, по мнению Ю.А. Белоголового, говорят параллельные ряды усложнения организации в разные геологические периоды. Однако множественное зарождение происходило в определенный геологический период, причем, «как ограниченный период, как мы это принимаем, в течение которого возможно было зарождение жизни, независимо даже от разницы, возможной в различных топографических участках на поверхности Земли в это время, этот период должен был иметь свои периоды нарастания этой возможности самозарождения, ее максимума и ее убывания, в течение которых должны были появляться разные по своим свойствам единицы жизни. А этими разными свойствами могли быть только разницы в тех количествах работы, которые могли развивать различные единицы жизни в связи со степенью совершенства своего строения, как результат хотя бы их образования в различные по степени благоприятности для хода реакции моменты этого периода» [там же, с. 134].

Таким образом, в течение периода самозарождения независимо сформировались живые единицы с различным строением.

Ю.А. Белоголовый писал, что наше описание и объяснение реальности зависит от используемых нами методов. В частности, «наши технические приемы распознавания организмов лишают нас возможности различать неспециализированные организмы. Дело в том, что раз организм по условиям своей работы может существовать одинаково хорошо в целом цикле разнообразных для других организмов условий, то этот организм явится в наших глазах в своем обобщенном виде, отвечая в строении своих органов лишь на общую сумму особенностей, повторяющихся одинаково во всех этих различных для других средах» [там же, с. 134]. Иными словами, такие неспециализированные организмы мы будем воспринимать как относящиеся к одному виду.

Различие в эффективности использования энергии разных организмов приводит к тому, что менее эффективный организм будет вынужден компенсировать этот недостаток усовершенствованием своих органов. Таким образом, «чем меньше будет производительность использования продуктов обмена, отдельных единиц жизни, тем выше будет стоять специализация органов труда этого организма и тем больше и больше вторичных подразделений возникнет в однообразной первоначально массе этих организмов. Это вторичное дробление и создаст в наших глазах представление об образовании новых разновидностей “видов”, родов и т.д. организмов. На самом деле это будет последствием неточности наших методов определения организмов, квалифицирующих отпечаток на нем условий его жизни за образование признаков новых “видов” организмов» [Белоголовый, 1915, с. 135].

В целом, процесс эволюции Ю.А. Белоголовый представлял в виде независимых линий развития живых единиц, в которых можно выделить три этапа. На первом этапе живые единицы затрачивают минимум энергии на обмен веществ, а максимум полезной энергии идет на их размножение. Второй этап характеризуется увеличением количества энергии, используемой на обмен веществ, и, соответственно, уменьшением количества полезной энергии. Результатом этого процесса будет усложнение живых единиц, выработка у них различных сложных органов, повышающих эффективность деятельности, и образование живых комплексов. На третьем этапе на обмен веществ уходит максимум энергии. Освобождаемой полезной энергии хватает для воспроизводства лишь при условии развития совершенных органов, обеспечивающих максимальную экономию энергии. На этом этапе «наибольшую роль играет согласование орудий труда с условиями их деятельности, когда вследствие этого играет первенствующую роль отбор наиболее экономических приспособлений, когда в наших глазах цельная, широкая систематическая единица, охватывавшая ранее круг обобщенных организмов, обитавших в самых разнообразных условиях, разбивается вследствие специализации работы своих особей по отдельным мелким особенностям их деятельности в различных мелких районах их обиталища на многочисленные мелкие единицы, новые “виды”, “разновидности” и т.п.» [там же, с. 137]. Заканчивается этот этап вымиранием. В различных линиях процесс эволюции идет с разной скоростью, и обуславливается он общим ухудшением

условий существования. Также следует отметить, что, по мнению Ю.А. Белоголового, способность к регенерации утрачивается вследствие уменьшения полезной энергии.

К сказанному следует добавить, что Ю.А. Белоголовый допускал, что развитие обусловлено не только функционированием органов. Так, развитие комплекса живых единиц при отсутствии «качественных» и «количественных» факторов, действующих на него, осуществляется в силу *инерции*. С этой точки зрения «повторение качественных признаков в силу инерции, когда отсутствуют факторы прямого действия, делающие невозможными подобное повторение, мы и называем унаследованным признаком» [там же, с. 155]. Согласно Ю.А. Белоголовому, по мере дифференцировки сила «инерции» ослабевает, и его дальнейшая дифференцировка осуществляется уже под воздействием условий существования.

Большую статью с результатами своих экспериментов Ю.А. Белоголовый послал в немецкий журнал. Она была получена за два месяца до начала Первой мировой войны и опубликована после ее окончания [Belogolowy, 1918]. Эта статья сопровождалась комментарием В. Ру [Roux, 1918], в котором отмечалась безупречность фактических данных и их значение как для механики развития, так и для общей биологии. При этом В. Ру заметил, что материалы Ю.А. Белоголового другие авторы могут интерпретировать иначе. В частности, В. Ру выразил несогласие с предположением, что именно благоприятные условия брюшной полости способствовали «растворению» эктодермы. Некоторые результаты экспериментов Ю.А. Белоголового он объяснил цитокinesisом и снятием напряжения на внешней поверхности клеток, что вызвало образование сферической формы клеток и разрыхление клеточного комплекса. Таким образом, В. Ру предположил, что этим результатам может быть дано иное объяснение, чем адаптация к паразитизму, как это объяснял Ю.А. Белоголовый. Вообще-то эти два объяснения (адаптация к паразитизму и механические клеточные напряжения) не являются взаимоисключающими, поскольку принадлежат к объяснительным схемам, основанным на различных типах причинных связей – целевой и действующей (механической).

Зарубежные исследователи эту статью Ю.А. Белоголового обсуждали. В. Геккер дал подробное ее изложение и привел соображения В. Ру. Он заключил, что работа Ю.А. Белоголового открывает много новых перспектив и потому

должна быть повторена на основе более совершенных методов [Haescker, 1919].

Такие эксперименты вскоре были проведены и были получены неоднозначные результаты [Weber, 1921; Bierich, 1922; Mayerówna, 1923]. Так, развитие яиц тритонов, имплантированных в полость тела бесхвостых амфибий, было интерпретировано как обычное, но форма эмбрионов была измененной из-за сжатия мышцами и стенками полости хозяина [Weber, 1921].

Повторение экспериментов Ю.А. Белоголового на тех же видах бесхвостых земноводных дало сходные результаты, но их интерпретация была другой. Так, изменения в строении имплантированных эмбрионов объяснялись как подавление их развития хозяином, соответственно, был сделан вывод, что в энергетическом отношении у имплантированных эмбрионов были худшие условия по сравнению со свободно живущими личинками [Bierich, 1922]. Ненормальное развитие имплантированных эмбрионов объяснялось упрощением жизненных функций, недостаточностью количества кислорода и высоким осмотическим давлением [Mayerówna, 1923].

Заключение

Подводя итог анализу работ Ю.А. Белоголового, следует сказать, что результаты его экспериментов необходимо рассматривать отдельно от его интерпретации этих результатов. Итак, эксперименты Ю.А. Белоголового показали, что организмы в резко нетипичных условиях способны выжить путем радикальной перестройки онтогенеза, причем в этих условиях перестройка свелась к дедифференцировке. Сам Ю.А. Белоголовый отмечал незаконченность своих опытов, которые он намеревался довести до стадии размножения имплантированных эмбрионов. Таким образом, он не исключал возможность образования новой формы после стадии дедифференцировки, которая соответствовала бы эффективной работе комплекса в новых условиях.

Результаты своих исследований Ю.А. Белоголовый проинтерпретировал в контексте *энергетизма* – философской концепции, предполагающей, что все явления можно свести к энергии, представляющей собой субстанциальную и динамическую первооснову мира⁴. В этом контек-

Последующие эксперименты ставились с целью выяснения конкретных механизмов, обуславливающих развитие имплантированных эмбрионов. Было признано, что эмбрионы обладают определенной автономностью, то есть гормоны хозяина не оказывают существенного влияния на развитие эмбрионов [Dürken, 1926]. Собственно, Х. Шпеман, сопоставив результаты Р. Дюркена и Ю.А. Белоголового, остался при убеждении, что Ю.А. Белоголовый свой материал описал вполне корректно [Spemann, 1942].

Экспериментам Ю.А. Белоголового придавалось большое значение и при изучении проблемы возникновения злокачественных образований с помощью метода имплантации яиц или эмбрионов в полость тела [Rubbel, 1952; Andres, 1953; Allison, 1955].

Среди российских и советских ученых, насколько мне известно, вплоть до начала XXI века идеи Ю.А. Белоголового не обсуждались. Лишь недавно при написании книги об ученых, работавших в Зоологическом музее Московского университета, выявилась его оригинальная концепция [Любарский, 2009].

сте жизнедеятельность организмов оценивается с точки зрения энергетических затрат на ее осуществление. При небольших затратах возможно существование мало дифференцированных организмов. При увеличении энергетических затрат на жизнедеятельность выживание организмов возможно за счет их прогрессирующей дифференциации, так как в этом случае повышается эффективность деятельности организма. Таким образом, усложнение организации обусловлено необходимостью в ухудшающихся условиях обитания эффективно использовать ограниченный объем энергии, вырабатываемый организмом. При таком ухудшении условий, когда вырабатываемый объем энергии уже не обеспечивает жизнедеятельность организмов данного вида, наступает его вымирание.

В контексте деятельностной концепции Ю.А. Белоголового получают свое логичное объяснение закон происхождения от неспециализированных предков Э. Копа и закон прогрессирующей специализации Ш. Депере.

С этой же точки зрения он интерпретировал и индивидуальное развитие. Формирование анатомических структур в онтогенезе обусловлено их деятельностью. Изменение деятельности зачатка

⁴ Во всей полноте эту концепцию разработал В. Оствальд. В той или иной степени концепции энергетизма придерживались Э. Мах, П. Дюгем и А.А. Богданов.

приводит к формированию совсем иной анатомической структуры, что Ю.А. Белоголовый обозначил как онтогенетическую мутацию. Сходной деятельностью органов он объяснял наличие параллелизмов. Так как он считал, что между онтогенезом и филогенезом есть параллелизм, то в его рассуждениях не всегда можно понять, о каком из этих процессов идет речь.

В контексте концепции Ю.А. Белоголового с единой точки зрения объясняется значительный массив биологических явлений, так что она представляет значительный интерес в плане развития концептуального аппарата теоретической биологии.

Можно указать на один момент, мало затрагиваемый в современных работах. Как известно, в настоящее время очень много места в систематике и эволюционистике занимают молекулярные исследования. По результатам таких исследований сильно перестраивается как система организмов, так и их филогения. Однако растет и понимание того, что филогении (и системы), полученные молекулярными и морфологическими методами, отражают изменения разнообразия и его структуру на весьма различных структурных

уровнях: молекулярном и организменном. Соответственно, изменения на этих уровнях обуславливаются разными факторами. В контексте представлений Ю.А. Белоголового открывается очень интересное направление исследований. Так, если принять, что изменения молекул ДНК имеют стохастический и нейтральный характер, то получается, что реконструированные на этой основе филогении отражают, так сказать, «несмещенные» связи. Тогда, в сравнении с ними, в филогениях, полученных морфологическими методами, можно оценить влияние функциональной составляющей. Иными словами, вскрываемые молекулярными методами морфологические параллелизмы отражают влияние одинаковой деятельности. В таком случае можно будет оценить, насколько широко такое влияние, как далеко распространяется (какую совокупность органов оно захватывает) и насколько глубоко такие органы преобразуются.

В целом, концепция Ю.А. Белоголового и в настоящее время представляется весьма перспективной как в плане всестороннего анализа и развития в теоретическом отношении, так и в плане экспериментальной проверки.

Литература

- Белоголовый Ю.А.* К развитию головных нервов у птиц // Тр. Срав.-анат. ин-та Моск. ун-та. – 1909. – Вып. 6. – С. 1–277.
- Белоголовый Ю.А.* Сегментальное положение границы черепа у Sauroptera. Опыт анализа сравнительного метода в морфологии // Уч. зап. Имп. Моск. ун-та. – 1911. – Вып. 28. – С. 1–239.
- Белоголовый Ю.А.* Живые растворы организмов // «Временник» Общества содействия успехам опытных наук и их практических применений имени Х.С. Леденцова. – 1915. – Т. 6. – Прил. 6. – С. 1–180.
- Воронов Д.А.* Старая гипотеза «перевернутости» хордовых подтверждается // Природа. – 2000. – № 11. – С. 18–22.
- Дорн А.* Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. – М., Л.: Госиздат, 1937. – 195 с.
- Жоффруа Сент-Илер Э.* Избранные труды. – М.: Наука, 1970. – 706 с.
- Иванова-Казас О.М.* Происхождение хордовых и «upside-down theory» // Биология моря. – 2008. – Т. 34. – № 6. – С. 436–444.
- Кёлликер А.* Еще сомнения в теории Дарвина (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1864. XIV). Перевод К. Линдемана // Отеч. зап. – 1864. – № 9–10. – С. 933–948.
- Коржинский С.И.* Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов // Зап. Имп. Акад. наук. – 1899а. – Т. 9. – № 2. – С. 1–94.
- Коржинский С.И.* Гетерогенезис и эволюция (Предварительное сообщение) // Изв. Имп. Акад. наук. – 1899б. – Т. 10. – № 3. – С. 255–268.
- Любарский Г.Ю.* История Зоологического музея МГУ: Идеи, люди, структура. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. – 744 с.
- Малахов В.В.* Проблема основного плана строения в разных группах вторичноротых животных // Журн. общ. биол. – 1977. – Т. 38. – С. 485–499.
- Малахов В.В.* Новый взгляд на происхождение хордовых // Природа. – 1982. – № 5. – С. 12–19.
- Назаров В.И.* Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. – М.: КомКнига, 2005. – 520 с.
- Поздняков А.А.* Значение правила Виллиса для таксономии // Журн. общ. биол. – 2005. – Т. 66. – № 4. – С. 326–335.
- Северцов А.Н.* Собрание сочинений. Т. 3. – М., Л.: АН СССР, 1945. – 530 с.
- Северцов А.Н.* Собрание сочинений. Т. 2. – М., Л.: АН СССР, 1950. – 406 с.
- Федоров А.А.* Тератогенез и его значение для формы и видообразования у растений // Проблема вида в ботанике. Т. 1. – М., Л.: АН СССР, 1958. – С. 213–292.
- Фриз Г.* Избранные произведения. – М.: Госмедиздат, 1932. – 147 с.
- Холодковский Н.А.* Ламаркизм и жоффруизм // Природа. – 1915. – № 4. – Кол. 533–542.

- Шимкевич В.М.* Уродства и происхождение видов. – М.: ЛИБРОКОМ, 2012. – 108 с.
- Шмальгаузен И.И.* Значение корреляций в эволюции животных // Памяти академика А.Н. Северцова. Т. 1. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – С. 175–230.
- Шмальгаузен И.И.* Происхождение наземных позвоночных. – М.: Наука, 1964. – 272 с.
- Allison J.E.* Growth of transplanted tissues derived from normal and overripe frog's eggs // *Anat. Rec.* – 1955. – Vol. 122. – P. 561–579.
- Andres G.* Experiments on the fate of dissociated embryonic cells (chick) disseminated by the vascular route. Part II. Teratomas // *J. Exp. Zool.* – 1953. – Vol. 122. – P. 507–540.
- Bateson W.* The ancestry of the Chordata // *Quart. J. Microscop. Sci.* – 1886. – Vol. 26. – P. 535–571.
- Belogolowy J.A.* Zur Entwicklung der Kopfnerven der Vögel // *Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc.* – 1908. – S. 177–537.
- Belogolowy G.* Une branchie préspiraculaire chez le triton. Sur la question de l'origine de la bouche des vertébrés // *Биол. журн.* – 1910. – Т. 1. – С. 68–92.
- Belogolowy G.* Studien zur Morphologie des Nervensystems der Wirbeltiere. I. Die Entwicklung des Nervus terminalis bei Selachien // *Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc.* – 1912a. – S. 1–15.
- Belogolowy G.* Studien zur Morphologie des Nervensystems der Wirbeltiere. II. Die Morphologie des Plexus ophthalmicus bei Ichtyopsida, besonders bei *Amia calva* und *Lepidostus osseus* // *Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc.* – 1912b. – S. 16–34.
- Belogolovy G.A.* Hemmung der embryonalen Entwicklung durch künstlichen Parasitismus. Beitrag zur experimentellen Studium des biogenetischen Grundgesetzes // *Nouv. Mém. Soc. Imp. Nat. Mosc.* – 1914. – Т. 18. – S. 3–50.
- Belogolowy G.* Die Einwirkung parasitären Lebens auf das sich entwickelnde Amphibienei (den «Laieball») // *Arch. Entw. Mech.* – 1918. – Bd. 43. – S. 556–681.
- Bierich R.* Die Resultate der intraabdominalen Implantation von Kaltblüterembryonen in dem erwachsenen artgleichen Organismus // *Arch. Entw. Mech.* – 1922. – Bd. 50. – S. 593–606.
- Dürken R.* Das Verhalten embryonaler Zellen im Interplantat. Mit Berücksichtigung des Geschwulstproblems // *Arch. Entw. Mech.* – 1926. – Bd. 107. – S. 727–828.
- Gaskell W.H.* The origin of vertebrates. – N.Y.: Longmans, Green, and Co, 1908. – 537 p.
- Geoffroy Saint-Hilaire E.* Principes de philosophie zoologique. – Paris: Pichon et Didier, 1830. – 226 p.
- Goldschmidt R.* The material basis of evolution. – New Jersey: Pageant Books, 1960. – 436 p.
- Haecker V. Belogolowy G.* Die Einwirkung parasitären Lebens auf das sich entwickelnde Amphibienei (den «Laieball») (*Arch. Entw. Mech.* 43 Bd., 1918, S. 556–681. Taf. XXIV–XXXV). Roux W. Bemerkungen zu der Abhandlung Belogolowys über Parasitismus von Embryonen und die dabei entstehenden bösartigen Geschwülste (*Ebenda*, S. 682–693) // *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.* – 1919. – Bd. 21. – S. 54–56.
- Hubrecht A.A.W.* On the ancestral form of the Chordata // *Quart. J. Microscop. Sci.* – 1883. – Vol. 23. – P. 349–368.
- Jefferies R.P.S.* The subphylum Calcichordata (Jefferies 1967) primitive fossil chordates with echinoderm affinities // *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Geol.* – 1968. – Vol. 16. – P. 243–339.
- Kölliker A.* Ueber die Darwin'sche Schöpfungstheorie // *Zeitschr. wiss. Zool.* – 1864. – Bd. 14. – S. 174–186.
- Mayerówna Z.* Zur Frage über das sogenannte parasitäre Leben implantierter Amphibienembryonen // *Arch. Mikroskop. Anat. Ent.-mech.* – 1923. – Bd. 99. – S. 606–619.
- Patten W.* The evolution of the vertebrates and their kin. – Philadelphia: P. Blakiston's Son & Co, 1912. – 486 p.
- Roux W.* Bemerkungen zu der Abhandlung Belogolowys über Parasitismus von Embryonen und die dabei entstehenden bösartigen Geschwülste // *Arch. Entw. Mech.* – 1918. – Bd. 43. – S. 682–693.
- Rubbel R.* Über die Differenzierungsleistungen unterminierten Ektodermmaterials nach Transplantation in erwachsene Organismen // *Arch. Entw. Mech.* – 1952. – Bd. 145. – S. 561–581.
- Semon R.* Die mnemischen Empfindungen in ihren Beziehungen zu den Originalempfindungen. – Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1909. – 392 S.
- Spemann H.* Über das Verhalten embryonalen Gewebes im erwachsenen Organismus // *Arch. Entw. Mech.* – 1942. – Bd. 141. – S. 693–769.
- Vries H.* The mutation theory. V. 1. – Chicago: The open court Publ. Co, 1909. – 582 p.
- Vries H.* The mutation theory. V. 2. – Chicago: The open court Publ. Co, 1910. – 683 p.
- Waagen W.* Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus* // *Geogn. Paläontol. Beitr.* – 1869. – Bd. 2. – S. 179–256.
- Weber A.* Action tératogène des greffes d'oeufs croisées entre batraciens anoures et batraciens urodèles // *Compt. Rend. Hebd. Séances Mém. Soc. Biol.* – 1921. – T. 84. – P. 912–913.
- Westoll T.S.* The origin of the tetrapods // *Biol. Rev.* – 1943. – Vol. 18. – P. 78–98.

Yu.A. Belogolowy's energetic conception of the organism and evolution

A.A. Pozdnyakov

*Institute of systematics and ecology of animals of SB RAS,
ul. Frunze 11, 630091 Novosibirsk, Russia*

The ideas of Yu.A. Belogolowy (1884–?) in comparative anatomy and theory of evolution are discussed. He developed an original energetic conception of the organism and evolution, according to which the vital activity of organisms was evaluated in terms of the energy that they spend on its implementation. As habitat conditions become more complex, the amount of energy required to sustain life increases. Energy efficiency increases with the differentiation of the organism. Since in the process of ontogenesis, the differentiation of organs is caused by the increasing diversity of their activities. There is a parallelism between ontogenesis and phylogenesis. A change in the activity of an organ entails the change in its form. Yu.A. Belogolowy marked such an abrupt change in the form with the concept of an ontogenetic mutation, which should be interpreted in the sense of system mutation or macromutation of the other authors. Since ontogenetic mutations are caused by a change in the activity of the germ, the problem of homology, based on the idea of the identity of the material of the germs from which organs develop, has no solution, i.e. on this basis the compared organs are analogical in all cases.