

Историческая биогенетика Д.Н. Соболева и теории циклической эволюции

А.А. Поздняков

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

Эволюционная теория, разработанная Д.Н. Соболевым, – это теория циклической эволюции, включающая четыре фазы. На каждой фазе действуют свои законы: на фазе превращения – закон прерывистости; на фазе органического роста – закон эволюции; на фазе стабилизации – закон наследственности, или сохранения вида; на фазе омоложения – закон обратимости эволюции. Эволюционные циклы связаны с геологическими циклами, изменяющими облик земной поверхности и вызывающими изменение климата. Хотя изменение среды оказывает влияние на строение организмов, но основным фактором, преобразующим организацию живых существ, является изменение наследственных задатков.

Дмитрий Николаевич Соболев (1872–1949) окончил в 1899 году Варшавский университет с золотой медалью и степенью кандидата природоведческих наук. По окончании университета он работал ассистентом кафедры геологии Варшавского политехнического института. В 1911 году Д.Н. Соболев защитил в Московском университете магистерскую диссертацию на тему «Средний девон Келецко-Сандомирского кряжа» и получил степень магистра минералогии и гео-



Дмитрий Николаевич Соболев

гнозии. Диссертация на соискание степени доктора геологии на тему «Наброски по филогении гониатитов», поданная в Киевский университет в 1914 году, была отклонена. Но в том же году он был избран на должность заведующего кафедрой геологии Харьковского университета, которую занимал до самой смерти. Степень доктора геолого-минералогических наук была присуждена ему в 1934 году без защиты диссертации [Корякин, 1972; Лапкин, Ремизов, 1972].

В целостном виде свои эволюционные идеи Д.Н. Соболев опубликовал в 1924 году в книге под названием «Начала исторической биогенетики», в которую вошли многие мысли из ранней работы [Соболев, 1914]. Генетическую преемственность во времени живых существ он обозначил термином *биогеenez*. Соответственно, наука, изучающая биогеenez, будет называться *биогенетика*, а *историческая биогенетика* – это наука, изучающая преобразование форм в ряду поколений [Соболев, 1924, с. 3]. В последующих публикациях [Соболев, 1926, 1927а, б, 1928] он уточнял и более детально обосновывал некоторые положения своей теории.

В целом, его эволюционная теория представляет эволюцию органического мира как циклический процесс, включающий четыре фазы, каждой из которых соответствует свой закон биогеenezа. Поэтому изложение его эволюционной теории целесообразно начать как раз с этих законов.

Закон наследственности, или сохранения вида

Первый закон биогенеза – закон наследственности, или сохранения вида – сформулирован Д.Н. Соболевым [1924, с. 37] следующим образом: «форма организма есть функция его наследственной массы, и органический морфогенез есть лишь развертывание зачатков или генов, содержащихся в половых продуктах, которые в свою очередь получают лишь те гены, какие имеются у произведших их особей».

Само явление устойчивости органических форм на протяжении достаточно продолжительных периодов надежно задокументировано в палеонтологической летописи. В первую очередь речь идет о *типовой организации*, которая очень устойчива. Так, почти все современные типы животных, известные в ископаемом состоянии, восходят к формам начала кембрия. То же самое можно сказать и об организации групп ранга классов.

Поскольку группы ранга отряда и низших категорий в палеонтологической летописи представлены на более коротких временных отрезках, по сравнению с типами и классами, то организация этих групп менее стабильна, хотя корни отдельных современных родов животных прослеживаются иногда вплоть до кембрия. Также и некоторые видовые формы сохраняют свое постоянство на протяжении достаточно длительного времени. Таким образом, устойчивость органических форм является правилом, или законом, подтверждаемым палеонтологическим материалом.

Представления Д.Н. Соболева об устойчивости форм связаны с его трактовкой наследственности. Так, он считал, что наследственность конкретного организма есть изоморфная смесь разнообразных наследственных масс большого количества предков, полученная путем их многократного скрещивания. Реализованная форма конкретного организма есть результат сложения частных форм, реализованных его предками. Причем это сложение он представлял по аналогии со сложением колебаний, то есть реализованная форма представлялась как сложение «волнообразных колебаний, разнящихся числом колебаний в единицу времени, получается более сложное составное колебание, характеризующееся “биениями”. <...> По-видимому, мы имеем здесь перед собою, так сказать, запись сложения морфогенетических колебаний, произведенную живым самопишущим прибором» [Соболев, 1924, с. 41].

Он полагал, что сходные формы организмов могут образовывать изоморфные смеси. Но чем больше различаются по своей организации скрещивающиеся особи, тем менее жизнеспособны формирующиеся зародыши, и тем на более ранних стадиях развития они гибнут. Развитие зародыша прекращается в тот момент, «когда различие форм двух соединенных в зародыше наследственных масс становится настолько значительным, что в организме, как целом, наступают несогласованность частей, вследствие которой живая машина оказывается неспособной функционировать» [Соболев, 1924, с. 41].

В подтверждение своих взглядов Д.Н. Соболев ссылаясь на К. Линнея, Я. Лотси и Ж. Леба, придерживавшихся теории гибридогенной эволюции, основная идея которой представлялась Д.Н. Соболеву правильной. Он полагал, что возможно скрещивание любых форм, но поскольку большая часть результатов скрещивания разных форм является нежизнеспособной, то в природе осуществляется лишь малая часть из возможных гибридных форм. Соответственно, жизнеспособными оказываются гибриды между формами не выше родового ранга, поскольку такие гибриды не имеют крупных дисгармоний в строении.

По мнению Д.Н. Соболева [1914, с. 86], к появлению новых форм приводит изменение наследственной массы, происходящее, в том числе, и при скрещивании, в результате которого происходит комбинирование, расщепление и рекомбинирование признаков, или, другими словами, агломерация и диффузия признаков в комбинациях. При свободном протекании этого процесса происходит нивелировка признаков: «Если между исходными формами и существовали более или менее значительные различия, они малопомалу сглаживаются в потомстве, размываются на мелочи и дают серую однообразную массу мелких индивидуальных вариаций. Так вырабатывается стойкая раса, производящая впечатление неизменности» [Соболев, 1924, с. 40].

Но при изоляции какой-либо группы особей от основной массы индивидов данного вида происходит разрыв связей между ними и ослабление нивелировки признаков. Также вполне возможно, что участие в комбинировании лишь некоторых вариаций способствует накоплению отличий и приводит к возникновению новой видовой формы.

При гибридизации осуществляется комбинативный способ передачи признаков по наследству, из которого вытекают два важных следствия.

Во-первых, монофилия возможна лишь при бесполом или партеногенетическом размножении, но поскольку при гибридизации комбинации образуются полианастамозно [Соболев, 1924, с. 42], то связь между предками и потомками имеет вид не дерева, а сети.

Во-вторых, для каждого признака можно построить свою родословную, причем родословная признаков не совпадает с родословной их носителей, так как одни и те же признаки могут встречаться у разных форм, нередко очень далеких друг от друга.

Близкие формы, обладающие одним и тем же признаком, Н.И. Вавилов выстроил в гомологические ряды изменчивости. Мимикрия объяснялась Н.И. Вавиловым также в контексте гомологических рядов. Параллельные ряды изменчивости представляют собой вполне обычное явление, и они описаны для многих групп животных и растений.

Сам же Д.Н. Соболев в качестве примера таких рядов приводил гомологические ряды гониатитов. Также он усложнил терминологию. Как полагал Д.Н. Соболев, явления гомологической изменчивости Н.И. Вавилова следовало бы называть *гомологическими вариационными рядами*. Сходное формообразование в различных группах, обусловленное сходством в строении живого вещества, следует назвать *изоморфией*, а ряды форм, обладающих одинаковыми признаками, – *изоморфными рядами*. Сами ряды по отношению друг к другу следует называть *параморфными рядами* [Соболев, 1924, с. 46].

Хотя основой процессов органического формообразования является качественное изменение состава наследственной массы, например происходящее при слиянии двух наследственных масс в одну при скрещивании [Соболев, 1914, с. 103], но внешние условия также могут влиять на морфогенез. Такое влияние может быть двояким. Во-первых, путем видоизменения какой-либо формы из изоморфной смеси. По мнению Д.Н. Соболева, такой способ изменения соответствует представлениям Э. Жоффруа Сент-Илера. Во-вторых, внешние условия могут способствовать энергичному развитию одних элементов изоморфной смеси и более слабому развитию других элементов. Такой способ изменения соответствует представлениям Ж.Б. Ламарка. Как полагал Д.Н. Соболев, влиянием условий среды объясня-

ется формирование географических рас, а также различия в общих размерах, например, различие в размерах водных беспозвоночных, в частности головоногих моллюсков, обитавших в разных условиях, а также карликовость островных форм.

Сам же Д.Н. Соболев [1914] разделил признаки на две группы: *устойчивые*, сохраняющиеся почти в неизменном состоянии на протяжении длительного времени, и *изменчивые*, постепенно изменяющиеся в каком-либо направлении со временем¹. Он полагал, что устойчивые признаки передаются наследственным путем по законам Менделя. Однако, как сказано выше, Д.Н. Соболев считал, что при панмиксии в популяции вырабатывается раса, лишь незначительно варьирующая по разным признакам.

* * *

В теории Д.Н. Соболева появление новых форм происходит в результате скрещивания, которое вполне можно считать гибридогонезом. И здесь следует сказать об идеях ботаника М.Г. Попова (1893–1955), который полагал, что значимые эволюционные изменения происходят в результате скрещивания между различными особями. Поскольку свои работы по эволюционным проблемам он написал еще до открытия ДНК, то его представления о наследственном веществе необходимо воспринимать с определенной поправкой.

По мнению М.Г. Попова [1983], наследственное вещество – это штамп, модель, на основе которой возможно воспроизводство серии сходных особей. По своей природе (наследственному веществу) виды устойчивы, и они могут существовать вечно, если условия их обитания не изменяются. Строгая устойчивость сохраняется у вегетативно размножаемых сортов, чистых линий, апогамных или клейстогамных видов.

Основной функцией полового процесса, как считал М.Г. Попов, является создание изменчивости. Как единственный способ размножения он свойственен только высокоорганизованным, сильно дифференцированным организмам, которые из-за высокой степени дифференциации органов не способны к вегетативному размножению.

При половом размножении, а, по сути, при гибридизации соединяются два различных на-

¹ Им был выделен и третий тип признаков: *мутационные*. Но к этому типу Д.Н. Соболев [1914, с. 10] отнес лишь один признак: положение сифона.

следственных вещества. Исход такой гибридизации может быть разнообразным, но, по мнению М.Г. Попова [1983, с. 302], обычно получается несколько наследственных веществ, в том числе и тождественных исходным. Чем меньше различий между особями, то есть чем меньше хиатус между ними, тем легче происходит скрещивание. Однако у растений возможно получить гибриды и между представителями разных родов, нередко относящихся к разным трибам.

При скрещивании особей, различных по свойствам, хиатус между ними заполняется гибридными потомками. Если такие гибридизации происходят часто, то хиатус между видами должен исчезнуть. Однако такие случаи редки, поскольку гораздо чаще гибриды самобесплодны. Но они могут давать плодовитое потомство при скрещивании с каким-то родительским видом. Благодаря такому обратному скрещиванию признаки одного вида могут переходить к другому виду.

Процесс нивелировки признаков и образования стойкой расы М.Г. Попов описывал примерно так же, как и Д.Н. Соболев. Среди различных внутривидовых форм находится такая, которая численно преобладает, постоянна в своих признаках, наиболее адаптивна и дает больше всего потомков. Она есть типическая форма вида. При гибридизации она стремится поглотить другие формы, так что «если бы какой-либо комплексный реальный вид бы изолирован от других в своем ареале и условия на этом ареале сохранялись бы неизменными, то состав его в результате внутривидовых скрещиваний стал бы в конце концов однородным» [Попов, 1983, с. 309]. Он также отметил, что в обширном ареале может существовать несколько типических форм, а со временем одна типическая форма может сменяться другой.

При изоляции какой-либо отклоняющейся формы от типической, она, скрещиваясь внутри себя, дает начало новому виду, причем существование видов есть циклический процесс. Этот цикл был разделен им на пять стадий. На первой стадии внутри вида возникает константная, отличающаяся от типической, форма. На второй стадии при изоляции новой формы в подходящих условиях обитания происходит рост ее численности и превращение в биологический (монотипический) вид. На третьей стадии происходит расширение ареала, соприкосновение с другими формами (видами), гибридизация с ними и превращение в комплексный вид. На четвертой ста-



Михаил Григорьевич Попов

дии уменьшается ареал, численность и изменчивость, происходит превращение в реликтовый вид. Пятая стадия характеризуется М.Г. Поповым сильнейшим сокращением всех вышеперечисленных параметров, так что происходит превращение в исчезающий вид. Собственно, четвертая и пятая стадии различаются лишь количественно, поэтому вполне можно говорить всего лишь о четырех стадиях.

Как полагал М.Г. Попов, процесс видообразования должен быть достаточно быстрым: он не должен превышать нескольких сотен лет для деревьев и нескольких десятков лет для однолетних растений.

Вымирание видов происходит по внешним причинам, главным образом, в результате изменения условий обитания. Как правило, данный вид не просто вымирает, оставляя свое место в экосистеме свободным, а либо замещается другим видом, генетически с ним не связанным, либо сам дает начало новому виду, более адаптированному к изменившимся условиям. Но при этом старая типическая форма либо вымирает, либо

поглощается через скрещивание с новой формой. Таким образом, происходит не только расщепление, дивергенция видов, но и их слияние, поглощение одного вида другим.

В видовом цикле можно очертить два основных процесса: 1) *формообразование*, то есть возникновение константной отличающейся формы; 2) *видообразование*, заключающееся в изоляции данной формы и в увеличении ее численности и ареала. По мнению М.Г. Попова, в первом процессе отбор не играет никакой роли, а второй процесс контролируется естественным отбором, однако «естественный отбор представляет, таким образом, не что иное, как действие среды, внешних условий на организмы» [Попов, 1983, с. 314].

Собственно, М.Г. Попов считал, что в процессе естественного отбора велика доля случайности. По его представлению, выживание и дальнейшее распространение образующихся новых константных форм зависит от возможности нахождения ими подходящих условий обитания. Если же такие условия не обнаруживаются, то форма вымирает и, следовательно, оказывается «неприспособленной».

Получается, что выживание или вымирание образовавшейся новой формы зависит от случайной причины – нахождения подходящих условий обитания. Таким образом, одна и та же форма в одних условиях окажется «приспособленной», а в других – «неприспособленной». Вполне очевидно, в данном случае речь идет о преадаптации, которая связывается с естественным отбором: «Слова “приспособленный” и “неприспособленный” в общем мало передают сущность дела; гораздо вернее было бы сказать: счастливая и несчастливая (удачливая или неудачливая) или гармоническая со средой форма. Переживание таких удачливых, подходящих для данной обстановки гармоничных форм, или гибель неудачливых – в этом и заключается естественный отбор» [Попов, 1983, с. 315].

При такой трактовке отбора нет необходимости связывать его с борьбой за существование, и М.Г. Попов считал, что результатом борьбы за существование является регуляция численности особей и ареала вида, но не приспособление индивидов к условиям существования.

Свои идеи он пояснял на примере эволюции растений. Так, М.Г. Попов считал, что основной тенденцией эволюции покрытосеменных является процесс упрощения древовидных форм в однолетние травянистые формы вследствие благо-

приятствования климатических условий на Земле именно такой эволюции. Детально он проанализировал эволюцию бурачниковых.

Также М.Г. Попов провел параллель между историей покрытосеменных и историей млекопитающих. В частности, на основе распространения и морфологии жвачных он сделал заключение, что разнообразные виды подсемейства козлиных представляют собой гибридогенный цикл, произошедший в результате скрещивания между аркто-третичными оленями и африканскими антилопами, встретившимися в Средиземье в миоцене или плиоцене. Промежуточными звеном между антилопами и оленями он видел вилорога, у которого имеются полые разветвленные ежегодно сменяемые рога. Также морфология овцебыков и такинов, промежуточная между баранами (козлами) и быками, вызывает подозрение, что в этом гибридогенном цикле участвовали и какие-то формы подсемейства Bovinae.

В отношении возражения о невозможности отдаленных гибридизаций у животных М.Г. Попов [1983, с. 446] заявил, «что то, что, быть может, невозможно ныне, могло быть вполне возможным раньше, когда не было такого вымирания млекопитающих, какое мы видим в современный период. В настоящее время виды млекопитающих достигли вершины филогенетического развития – полной генетической изолированности друг от друга, приблизительно так же, как виды голосеменных растений. Такое положение является финалом их эволюции; дальше им нет уже другого пути, как вытеснение одних другими или угасание от иных врагов, бактериальных или каких-либо других болезней. Но когда-то, в далеком третичном прошлом, положение было иным».

* * *

Идею М.Г. Попова о передаче признаков от одного таксона к другому посредством гибридизации и возвратного скрещивания развил молекулярный биолог В.А. Кордюм (р. 1931), но на основе совсем другого механизма – *горизонтального переноса генов* [Кордюм, 1982]. Он объяснил, что если строго следовать представлениям сторонников синтетической теории эволюции (СТЭ) о правилах, в соответствии с которыми осуществляется эволюционный процесс, то в этом процессе должно происходить сокращение размера генома, что подтверждено в опыте на вирусах. Учитывая это обстоятельство, формирование современного биоразнообразия необъяснимо с позиции СТЭ.

Само строение и функционирование живых существ переполнено таким уровнем сходств или параллелизмов не только на морфологическом, но и на физиологическом и биохимическом уровнях, который совершенно невозможно объяснить на основе постулатов СТЭ.

Основываясь на открытии различных способов горизонтальной передачи генетической информации (трансдукция, трансформация, обратная транскрипция, симбиогенез и др.), В.А. Кордюм [1982] предположил наличие широкого обмена генетической информацией между любыми таксонами. На этой предпосылке он сформулировал *информационную концепцию эволюции*, основные положения которой следующие: 1) виды – это информационно открытые системы, которые могут обмениваться информацией с любым другим видом, независимо от их таксономического статуса; 2) эволюционирует биосфера в целом; в ней циркулирует общий для всех живых существ фонд генетической информации, но существует определенная специализация живых существ на производителей, переносчиков, преобразователей и потребителей информации.

Новый виток эволюции начинается с вброса генетической информации массе особей, осуществляемой вирусами [Кордюм, 2000]. Затем в разных группах организмов экзогенный генетический материал дорабатывается на соответствие его продуктов уже имеющимся продуктам.

Поскольку вброс генетической информации затрагивает большое количество особей, и эта информация одинакова, то эволюция полифилетична. По мнению В.А. Кордюма, исключением должна быть монофилия, но поскольку информация дорабатывается разными группами преобразователей, то нет абсолютного сходства параллельных признаков. Посредством новой информации осуществляются не только микро-, но и макроизменения, поэтому проблема отсутствия переходных форм получает вполне естественное объяснение.

Как полагал В.А. Кордюм, эволюционный процесс имеет периодический характер. Так, процесс реализации вброшенной информации запускает период интенсивного таксонообразования. После него наступает режим экономии, заключающийся в элиминации избыточной молчащей ДНК и выражающийся в специализации видов. В стабильных условиях такие виды процветают, но при изменении условий они, как правило, обречены на вымирание. Выживание возможно в случае, если в режиме экономии



Виталий Арнольдович Кордюм

происходит упрощение организации. Тогда при определенных условиях такие упростившиеся виды будут способны к дальнейшему прогрессу.

Существование низкоорганизованных существ наряду с высокоорганизованными объясняется тем, что «Реализация массива информации (в силу указывавшейся неопределенности изменчивости) всегда приводит к тому, что комплекс новых признаков, если даже и дает в сумме сразу дополнительные полезные свойства его обладателю, отличается весьма высоким несовершенством. Но так как сравнивать степень совершенства пока не с кем – осваивается новый ареал, экологическая ниша, среда обитания и т.д., – у новых форм пока нет конкурентов. «Доработка на соответствие» придает новому большую экономичность, совершенство в выполнении функции, шлифует формы и т.д. И так – ступенька за ступенькой. Но теперь попасть в уже занятую весьма приспособленными организмами экологическую нишу, среду обитания, ареал просто так невозможно – пришельца встретят хорошо «доработанные на соответствие», расплодившиеся и категорически не желающие потесниться виды (роды, семейства и т.д.). Можно лишь с уже достигнутого уровня эволюционировать дальше» [Кордюм, 1982, с. 211].

* * *

По утверждению В.А. Кордюма [1982, с. 69], в основе существующих теорий эволюции лежит постулат о неотделимости признака от его носителя – индивида. Хотя явно он не сформулировал противоположный постулат, но вполне очевид-

но, что его представления основываются на постулате о признаках как неких самостоятельных сущностях. Если быть точным, то это постулат о генах как автономных единицах, осуществлением которых будут признаки. Аналогичную теорию активно пропагандирует Р. Докинз (р. 1941). Следует сравнить эти теории.

Своим предшественником Р. Докинз считал А. Вейсмана, сформулировавшего доктрину «непрерывности зародышевой плазмы». Соответственно, одним из базовых понятий его теории является понятие *репликатора* – тела, способного создавать копию самого себя. Таким репликатором являются полинуклеотиды. Эволюция в представлении Р. Докинза [2010, с. 149] – это дифференциальное выживание репликаторов. Если в контексте большинства эволюционных теорий в качестве эволюционирующего объекта признается организм или популяция, то у Р. Докинза – это ген, тогда как у В.А. Кордюма – биосфера. Также по представлению Р. Докинза [2013, с. 47], ген – это единица отбора и единица наследственности.

Эволюционный процесс представляется Р. Докинзу следующим образом. При копировании полинуклеотидов случаются ошибки, что приводит к возникновению их разнообразия. Если не учитывать иные обстоятельства, то численность данного репликатора обуславливается тремя факторами: скоростью и точностью репликации, а также временем его жизни [Докинз, 2013, с. 55]. Различия в величине этих параметров обуславливают различия в численности разных репликаторов.

Но ограниченность ресурсов является еще одним фактором, влияющим на численность репликаторов. Предполагается, что в мире царит жесточайшая конкуренция за ресурсы, и преуспевающий ген – это безжалостный эгоист. Чтобы повысить свою успешность гены строят живые тела – машины, повышающие их выживание [Докинз, 2013, с. 35]. Эффективной аналогией Р. Докинз считает сравнение живых тел с транспортными средствами, в которых обитают репликаторы. По его мнению, можно говорить об отборе транспортных средств. Собственно, это отбор машин, одни из которых обеспечивают выживание репликаторов успешнее, чем другие [Докинз, 2010].

По мнению Р. Докинза, новизна возникает в результате ошибок копирования. Аналогичной точки зрения придерживается и В.А. Кордюм [1982, с. 135], полагающий источником новизны



Ричард Докинз

мутации, а также внутригенные дупликации, делеции и инсерции.

Эволюционный процесс реально осуществляется гораздо быстрее, чем это следует из расчетов скорости процесса, основанного на случайных ошибках копирования. Это расхождение между теоретическими расчетами и реальными данными Р. Докинз [2019] объяснил накапливающим эффектом отбора, а В.А. Кордюм [1982] – доработкой материала преобразователями информации.

Таким образом, основное расхождение между этими теориями заключается в представлении об эволюционирующем объекте. Принимая в этом качестве ген, Р. Докинз поддерживает редукционистскую точку зрения, тогда как В.А. Кордюм, полагая эволюционирующим объектом биосферу, стоит на холистической позиции.

* * *

Теоретические представления многих отечественных ученых (Н.Н. Страхов, Ю.А. Белоголовый, Л.С. Берг, Д.Н. Соболев, М.Г. Попов, С.В. Мейен, В.А. Кордюм) основываются на концепции относительной автономности морфологических структур (концепции мозаичного строения особей). Эта концепция противопоставляется представлению, в котором организм интерпретируется как целое. Также эта концепция связана с представлениями о наследственности как совокупности относительно независимых зачатков или факторов, обуславливающих мор-

фологические структуры. В данном случае следует подчеркнуть два момента.

Во-первых, несмотря на представление об автономности морфологических структур, в составе индивида они в определенной мере согласованы, хотя совершенство этой согласованности изменяется в широких пределах. Возникает вопрос: какой фактор обеспечивает согласование частей? Перечисленные выше ученые, за исключением Н.Н. Страхова и Л.С. Берга, считали, что таким фактором является естественный отбор, который, в отличие от дарвиновского представления об отборе как беспощадном контролере, устраняющем все формы, хотя бы в незначительной степени отличающиеся от наиболее приспособленной, есть вполне милостивый судья, устраняющий лишь явно маложизнеспособные формы. Только Л.С. Берг в качестве такого фактора признал изначальную целесообразность, которую А.А. Любищев интерпретировал как изначальную гармоничность, то есть осуществление формы в соответствии с определенными гармоническими принципами [Поздняков, 2022].

Второй момент касается трактовки гомологии. Существуют два подхода к определению гомологии. Первый из них основан на понятии

плана строения (архетипа). С этой точки зрения гомология – это тождественность частей, занимающих одинаковое место в плане строения. В данном случае план строения можно рассматривать как фактор целостности. Зависимость строения частей от архетипа (целого) и обеспечивает гомологию частей, занимающих одно и то же место в плане строения.

Во втором подходе план строения не используется, а гомология определяется путем прямого сравнения частей разных особей. В этом случае гомология должна обуславливаться их относительной автономией, основанной на тождественности наследственных факторов, обеспечивающих морфогенез данной морфологической структуры.

Несмотря на различные оговорки, что среда оказывает влияние на строение живых существ, по мнению отечественных ученых, главный фактор изменения строения – внутренний. Также, если Ч. Дарвин считал, что измененные формы оцениваются в отношении их адаптивности – согласованности с условиями внешней среды, то отечественные ученые полагали, что изменения форм оцениваются с точки зрения их жизнеспособности, или жизненности, то есть внутренними причинами.

Закон эволюции, или органического роста

Закон сохранения вида, означающий постоянство морфогенетического процесса, а не неизменность формы, отражает сходство видовой организации, которая воспроизводится путем осуществления наследственных зачатков в процессе онтогенеза, разумеется, при определенных постоянных внешних условиях. Однако эмбриональное развитие многих видов животных осуществляется в условиях, защищенных в той или иной степени от внешних воздействий. Тогда осуществление органической формы не зависит от употребления или неупотребления органов, поскольку они начинают функционировать лишь после их окончательного формирования, а также не зависит от отбора и борьбы за существование, от которых развивающийся эмбрион избавлен. Получается, что «именно те организмы, которые сумели на более продолжительный срок защитить развивающийся зародыш от прямого воздействия внешней среды и избавить его от необходимости борьбы за существование, как раз они-то и заходят в своем развитии наиболее далеко. Значит, ни среда, ни отбор не являются

факторами или стимулами эволюции» [Соболев, 1924, с. 53].

Филогенез как последовательность онтогенетических циклов есть более сложное явление по сравнению с онтогенезом. Рассматривая изменение филогенеза как причину изменения онтогенеза, мы сводим более простое явление к более сложному. Но тогда это явление не становится более понятным. Собственно, повторение филогенеза онтогенезом означает, что и онтогенез, и филогенез совершаются по одним и тем же законам. Поскольку эмбриональное развитие не обусловлено ни воздействием внешних условий, ни действием отбора, то и на филогенез эти факторы не должны влиять.

Из свойств организма некоторые признаки и их комбинации обладают способностью постепенного развития на протяжении ряда поколений. Такое изменение признаков Д.Н. Соболев [1914, 1924] обозначил как *градационное* (поступательное). Изменения этих признаков упорядочены, и они совершаются по определенным направлениям (ортогенетически). В качестве ярко-

го примера можно привести филогенетический рост общих размеров, а также увеличение размеров отдельных органов: мозга, рогов, развитие скульптурных украшений на раковинах моллюсков и т.п.

Если попробовать кратко и точно определить понятие эволюции, то этим определением будет *органический рост* [Соболев, 1924, 1927б]. Это определение подразумевает *прогрессивное изменение*, то есть такое изменение, при котором происходит накопление энергии и материи, ее агломерация и конденсация. Понятие органического роста включает два аспекта.

Во-первых, в процессе роста происходит накопление (аккумуляция) живого вещества, соответственно, система получает больше вещества и энергии, чем отдает, и часть энергии задерживается в системе. За счет этой энергии осуществляются преобразования внутри системы. Эти преобразования выражаются в увеличении размера живых систем, иногда сопровождающемся их слиянием (симбиогенез), и в увеличении их количества.

Во-вторых, в процессе роста происходит образование из простых систем более сложных, то есть усовершенствование организации. Усложнение организации осуществляется путем дифференцировки («повышения степени оборудованности») за счет энергии, поглощаемой извне. Более энергично функционирующая система будет и больше накапливать энергии. Поскольку функционирующий орган перерабатывает энергии больше, чем требуется на производство собственно работы, то избыток энергии уходит на усовершенствование органа. Такой способ изменения организации соответствует ламарковскому принципу употребления органов.

С этой точки зрения можно объяснить и дифференциацию клеток в онтогенезе. Так, клетки в зародыше находятся в разных условиях, следовательно, в одних клетках более интенсивно функционируют одни структуры, в других – другие, следствием чего будет специализация клеток в различных направлениях [Соболев, 1914, с. 103].

Поясняя свою точку зрения, Д.Н. Соболев [1924, с. 63] привел аналогию с промышленным производством: «Организм ведет себя, таким образом, как хорошо поставленное промышленное предприятие: не все получаемое тратится на покрытие издержек производства, остается излишек, идущий на расширение производства и на улучшение орудий производства. Так растет ка-

питал, так же растет и живой капитал в мире организмов, что с такой замечательной проникновенностью мысли подметил еще *Нэгели*. И это сравнение не есть простая аналогия, но строгая гомология: в обеих ее частях речь идет в сущности об одном и том же процессе, так как все наши изобретения и приспособления: приборы, инструменты, орудия, машины, сооружения – суть не что иное, как разросшиеся за пределы тела – экзосоматические – органы, или орудия одного из животных видов – вида *Homo sapiens*. И совершенно естественно и понятно, что эволюция этой внесоматической организации совершается по тому же закону, что и развитие организации соматической».

Как полагал Д.Н. Соболев [1914], различной интенсивностью функционирования можно объяснить и остановки развития и обратное (*регрессивное*) развитие, которое противоположно ортогенезу и характеризуется тем, что последующий член ряда заканчивает свой онтогенез на низшей стадии, чем предшествующий член. С энергетической точки зрения понижение интенсивности функционирования можно объяснить недостатком притока тепла, света, пищи или недостаточным функционированием самого органа, например, при переходе от свободного к прикрепленному или паразитическому образу жизни. При регенерации происходит обратное развитие (деспециализация) клеток. Таким образом, онтогенетическое и филогенетическое развитие является обратимым.

Ссылаясь на ламарковский принцип употребления органов, Д.Н. Соболев [1924, с. 63], тем не менее, считал, что «не следует, однако, думать, что ламарковский принцип роста упражняемых органов уже сам по себе достаточен, чтобы объяснить эволюцию. Как это с большою определенностью и настойчивостью подчеркивает *Ламарк*, принцип этот играет лишь роль регулятора эволюции, приравливающего ее течение к меняющейся внешней обстановке и дающего, таким образом, организму возможность приспособляться к условиям существования. Сама же эволюция совершается, и это опять-таки указано *Ламарком*, вне прямой зависимости от упражнения или неупражнения, равно как и вообще от внешних условий».

В данном случае Д.Н. Соболев эволюцию соотносил лишь с *градацией*, которая, по представлению Ж.Б. Ламарка, осуществляется в соответствии с законами природы, независимо от изменений среды.

В зависимости от величины преобразований градационное изменение может быть разделено на ступени, стадии и градации. Градационные признаки не обнаруживают наследственной устойчивости, и с течением времени нередко происходит смена направления развития на обратное. Может быть и так, что в одной местности происходит изменение признака в одном направлении, например увеличение размеров, тогда как в другой – в обратном направлении, например уменьшение размеров [Соболев, 1914].

Поскольку закон органического роста обуславливает эволюцию организмов в одном и том же направлении, то эволюционные ряды сходных форм должны характеризоваться одними и теми же стадиями развития, то есть они должны выражаться в *параллелизме* развития. Как полагал Д.Н. Соболев [1924, с. 64], «*параллельное развитие* является типичным способом преобразования органического мира». Он объяснял параллельное развитие тем, что системы, сходные по своей «наследственной массе», проходят сходный путь развития (как онтогенетический, так и филогенетический) при сходных условиях.

Помимо многочисленных литературных примеров параллельного развития Д.Н. Соболев [1914, 1924] привел выявленные им параллельные ряды у гониатитов. Так, для изменчивого признака «расчленение сутуры» он ввел градации и стадии развития, причем со стадии *Duplices* возможно существование нескольких изомеров, связанных с существованием разных способов удвоения лопастной линии. Помимо усложнения лопастной линии возможно и ее упрощение, поэтому в каждой из четырех групп гониатитов встречаются прогрессивные и регрессивные ряды развития.

При параллелизме сопоставляют две филогенетические линии. Если у них имеется одинаковый порядок прохождения стадий, то можно выявить различия в прохождении стадий. Так, одна линия может изменяться медленно, тогда как другая – быстро. Соответственно, эти линии различаются по одновременности в прохождении стадий, что можно обозначить термином *филогенетическая гетерохрония*. Если одна филогенетическая линия проходит новую стадию, тогда как другая – более раннюю стадию, то для второй линии это явление обозначается термином *переживание стадий*. Противоположное явление – *предварение стадий* – выражается в развитии новой стадии у единичных экземпляров задолго до ее массового появления. Вследствие

разностадийности развития разных признаков конкретный индивид совмещает в себе признаки разных стадий развития, соответственно, – разного возраста².

Дефинитивная форма особей определяется не только составом «наследственной массы», но и условиями, в которых осуществляется развитие. Конкретные внешние условия обуславливают приспособление к ним индивидов, то есть их *специализацию*. Она может приводить к появлению сходных форм в разных филогенетических линиях, но «было бы ошибочно думать, что приспособительные изменения представляют собою нечто принципиально отличное от изменений, совершающихся по закону органического роста. Все без исключения эволюционные процессы являются до известной степени приспособительными, так как они все протекают при тех или иных внешних условиях, с которыми и должны соотносываться. Совершенно автономных, неприспособительных превращений не существует. С другой стороны, и самые типичные приспособления не возникают независимо от органического роста, а представляют тот же самый рост, лишь различным образом видоизменяющийся в зависимости от условий, при которых происходит развитие. Различие между теми и другими изменениями – скорее относительное. В одних случаях ярче сказывается один род влияния, в других – другой» [Соболев, 1924, с. 87].

Как заметил Д.Н. Соболев, специализированные формы недолговечны и быстро вымирают, тогда как неспециализированные формы могут существовать очень долго. Поскольку по мере специализации филогенетических линий, количество неспециализированных форм должно уменьшаться, соответственно, должно уменьшаться биоразнообразие в целом. Однако, как показывает палеонтологическая летопись, по мере вымирания одних специализированных форм они замещаются другими специализированными формами. Версия, что в природе сохраняется некий постоянный запас неспециализированных форм, не подкрепляется, так как не обнаруживаются переходные формы и примитивные типы.

В вышедших позже работах Д.Н. Соболев [1927б, 1929] процесс органического роста описывал с использованием понятия поля и представлений о биогеохимической энергии В.И. Вернадского. Так, организмы представляют

² Позже аналогичная идея была высказана А.Л. Тахтаджяном [1947].

собой автономные системы, способные к удержанию равновесия, то есть к сохранению определенных физических, химических и физиологических параметров (температуры, концентрации определенных веществ и т.д.) в поле окружающей среды при посредстве внутренней энергии. Также многие организмы извлекают определенные химические элементы из окружающей среды и концентрируют их в себе.

Биогеохимическая энергия живого существа больше энергии равной ему массы косной материи. Если в косной материи протекают энтропические геохимические реакции, приводящие к образованию устойчивых веществ, неспособных производить дальнейшую работу, то в живых системах наряду с энтропическими процессами происходят также просэргатические реакции, воссоздающие из устойчивых веществ неустойчивые вне живого организма вещества.

Автономность жизни выражается в специфической форме, присущей каждому живому существу, например, форма свободной живой клетки отличается от капли – равновесной формы малых жидких и полужидких тел. Соответственно, поддержание такой форм одноклеточным организмом связано с преодолением энергии поверхностного натяжения.

Как полагал Д.Н. Соболев [1929], формообразующие процессы осуществляются в поле органического роста, примером которого может служить эмбриональное поле А.Г. Гурвича. Используя аналогию Ж. Кювье о жизни как вихре молекул, Д.Н. Соболев рассматривал живую систему как саморегулирующийся вихрь, в свою очередь состоящий из большого количества вихрей, стремящийся сохранить свою форму, определяемую его движением, и вовлекающий в свой круговорот материю и энергию, причем «сеть направляющих, характеризующая общее поле, составляющееся путем сложения и взаимодействия частных полей, без сомнения должна давать очень сложную и запутанную картину, но уже и теперь в ней подмечены некоторые правильности, рождающие надежду, что в будущем нам удастся ее понять. Во всяком случае, самый факт наличия особого поля жизни в настоящее время едва ли можно подвергать сомнению, и лишь суеверная боязнь духов и привидений мешает некоторым современным естествоиспытателям его признать» [Соболев, 1929, кол. 443–444].

В противовес понятию деградации Д.Н. Соболев ввел понятие *проградации*. В частности, морфологическая проградация выражается в

увеличении массы и размеров живой системы, сопровождающихся уменьшением ее удельной наружной поверхности, в образовании оболочек, защищающих внутренние органы и всю живую систему от непосредственного воздействия внешней среды, в перемещении внутрь организма важнейших жизненных органов, в формировании внутренних аппаратов, позволяющих сложной морфологической постройке удержать ее неустойчивое равновесие во внешней среде, в выработке органов активного отношения к среде, то есть в усложнении организации, дифференцировании частей и органов, в кооперировании малых систем в системы высшего порядка, в увеличении количества живых систем путем размножения.

Таким образом, морфологическая проградация «преобразует системы, морфологически более устойчивые во времени, более уравновешенные во внешней среде, в менее устойчивые органические формы, более автономные в отношении внешней среды³, менее от нее непосредственно зависящие, но чуткие к исходящим из нее влияниям» [Соболев, 1929, кол. 444]. Этот процесс закономерен, и наиболее успешно он протекает в условиях изоляции от внешней среды, которая его ограничивает. Так, обеспечение независимости развития зародыша и растущего неполовозрелого индивида от внешней среды позволяет ему достичь большего морфологического усложнения. Итак, «органическая проградация – не следствие влияний среды, а скорее – процесс преодоления ставимых средою препятствий органическому росту, и это преодоление может производиться только работой и через работу» [Соболев, 1929, кол. 445].

Собственно, в природе осуществляются два противоположных типа процессов: синтез (ассимиляция, просэргатический процесс) и разложение (диссимиляция, энтропический процесс). Жизненные, или витальные, процессы могут быть противопоставлены смертным, или летальным, процессам. В отношении к морфологическим изменениям процессы, идущие в просэргатическом, витальном направлении, представляют собой положительный органический рост, соответственно, проградативный морфогенез (прогрессивное развитие, эволюцию), тогда как про-

³ Теория эволюции как процесса, направленного на автономизацию онтогенеза, позже разрабатывалась И.И. Шмальгаузенем [1982] и М.А. Шишкиным [1987], но на основе другой парадигмы. (Прим. А.А. Позднякова.)

цессы, идущие в энтропическом, летальном направлении, представляют собой отрицательный органический рост, соответственно, деградационный морфогенез (регрессивное развитие, обра-

ценную вспять эволюцию). С этой точки зрения эволюция происходит в случае, когда витальные процессы (ассимиляция) преобладают над летальными (диссимиляция) [Соболев, 1929].

Закон обратимости эволюции, или закон биогенетических циклов

В контексте дарвинизма, полагающего приспособленность индивидов и ее повышение в качестве характерного свойства эволюционного процесса, понятия прогресса и регресса не имеют смысла, так как одинаково приспособлены и просто, и сложно устроенные формы. По мнению Д.Н. Соболева [1924, с. 104], закон необратимости эволюции Долло был введен в контекст дарвинизма как предвзятая идея, не согласующаяся с фактами. В частности, чтобы обойти этот догмат, А.Н. Северцов был вынужден различать биологический и морфологический прогресс и регресс.

На основании материалов предыдущего раздела, можно сказать, что прогресс связан с поглощением и приростом энергии, и он аналогичен процессу индивидуального развития, а регресс связан с рассеянием энергии и представляет собой процесс распада сложных систем на более простые, то есть дезинтеграцию и дедифференцировку [Соболев, 1924].

Регрессивные явления могут быть отмечены и для онтогенеза. Так, при регенерации и размножении клетки теряют свою специализацию, то есть они испытывают дедифференцировку, упрощение организации, регрессию. Однако такие дедифференцированные клетки могут развиваться в гораздо большем количестве направлений, чем специализированные. Также процессы дедифференцировки могут быть вызваны в опытных условиях различными факто-

рами, обуславливающими неспособность организма обеспечить свое оптимальное существование.

По мнению Д.Н. Соболева [1914], обратное развитие, омоложение испытывают и филогенетические ветви. Этот процесс аналогичен процессу дедифференцировки клеток. Соответственно, процесс происхождения от деспециализированных форм новых прогрессивных типов есть *филогенетическая регенерация*.

Как и в случае индивидов, филогенетическая регенерация обуславливается аналогичными причинами – наступлением внешних условий, в которых группа организмов не в состоянии обеспечить свое прогрессивное развитие. Соответственно, в развитии индивидов данной группы происходит потеря конечных стадий вплоть до стадии, на которой возможно развитие в ином направлении, дающем возможность обеспечить существование группы в новых условиях. Таким образом, обратное развитие группы организмов заключается в том, что «в филогенетическом ряду каждый последующий член заканчивает свое онтогенетическое развитие – в отношении всех или только некоторых признаков – на более ранней стадии, чем предшествующий член» [Соболев, 1924, с. 104]. Это явление подкрепляется многочисленными примерами, касающимися редукции отдельных органов в процессе специализации или при переходе к паразитическому образу жизни.

Закон прерывистости

Отсутствие в палеонтологической летописи промежуточных форм между близкими группами организмов, обуславливающее неизвестность происхождения крупных групп организмов, а также четкая маркировка стратиграфических подразделений резкой сменой фаун, как полагал Д.Н. Соболев [1924], говорят об отсутствии равномерного хода эволюционного процесса, декларируемого дарвинизмом.

Перерыв в развитии органического мира включает две фазы: *катастрофу*, выражающуюся в вымирании одних групп и обратном разви-

тии других, и *анастрофу*, выражающуюся в быстром, часто эксплозивном формировании новых типов.

Основой закона прерывистости являются сальтационные превращения. И здесь вполне прослеживается аналогия с онтогенезом. Так, у некоторых животных онтогенез проходит с метаморфозом. Также при размножении возникает онтогенетическая прерывистость между родителями и детьми, а по морфологическим признакам не всегда возможно установить связь между конкретными детьми и их родителями. Большой ма-

териал для развития по сальтационному типу дают внезапные мутации.

Таким образом, новые группы живых существ могут формироваться на основе мутаций, которые объясняют отсутствие постепенного морфологического перехода от предков к потомкам и не позволяют точно установить филогенетические связи. Итак, «ошибка многих филогенетиков как дарвиновской, так и ламарковской школы заключалась в том, что они производили взрослую форму от взрослой. Природа поступает иначе: от взрослых форм она производит молодые, более примитивные, которые притом появляются на свет сразу со всеми теми отличиями или зачатками таковых, которыми они будут различаться от родителей. Подобно индивидуумам, и высшие органические единицы, по-видимому, также рождаются, они возникают благодаря более или менее глубокому превращению, или *филогенетическому метаморфозу*» [Соболев, 1924, с. 171].

Если мутации ответственны за формирование новых типов организации, то к вымиранию групп приводит иной фактор. Так, органы и части живых существ растут с разной скоростью, и они заканчивают свой рост неодновременно. Вследствие неравномерного роста у молодых животных иные пропорции, чем у взрослых. Недостаток питания приводит к сдвигу соотношения между частями организма в сторону инфантильности.

Разный темп роста частей имеет значение и для филогенеза: «Хотя организм располагает хорошими аппаратами, регулирующими рост частей соразмерно с органическим ростом целого, однако, органы все же сохраняют известную степень самостоятельности в своем росте. Всякий орган или часть организма, которой удастся обеспечить себе достаточное питание, растет не всегда в том масштабе, какой диктуется интересами целого» [Соболев, 1927а, кол. 569].

Следствием неравномерности роста частей является возникновение в организме дискорреляции, дисгармоничности строения. В качестве яркого примера дисгармонии Д.Н. Соболев [1927а] приводил гипертрофию органов: рогов ирландского оленя, бивней мамонта. Другие примеры дисгармонии не столь ярки. Тем не менее, переразвитие одних частей в ущерб другим делает функционирование организма в целом неоптимальным. В результате чего негармонично сконструированные формы вымрут. Процесс вымирания должен ускоряться при ухудшении

среды обитания, вызывающем недостаток необходимых элементов для жизнедеятельности.

По аналогии с онтогенезом, в филогенезе при ухудшении условий существования происходит инфантилизация, омоложение форм, за которым следует возникновение новых типов организации, в том числе и аномальных.

По отношению к фазе органического роста, или *эволюции*, эта фаза, результатом которой будет вымирание или возникновение новой организации, часто имеет катастрофический характер, и потому она может быть названа *органической революцией*.

Органический мир Земли представляет собой не комплекс независимых форм, а целое, части которого коррелятивно связаны друг с другом. Чрезмерное увеличение численности какой-либо группы живых существ создает дискорреляцию в живой природе в целом. Также кризис одной группы влияет и на другие группы, чаще всего тоже в форме кризиса. В палеонтологической летописи такие кризисные явления зафиксированы. Д.Н. Соболев [1927а] объяснял их тем, что усиливающаяся дискорреляция живой природы требует коренной перестройки ее структуры в целом.

Как полагал Д.Н. Соболев [1927а], есть связь органических революций с орогенными преобразованиями, которые существенно изменяют среду обитания живых существ. Большое значение в таких перестройках он придавал газовому составу атмосферы, точнее, соотношению между кислородом и углекислым газом. По мнению Д.Н. Соболева [1927а], изменение равновесия между ними должно отражаться неодинаково на растительном и животном мире. Таким образом, орогенные эпохи, сопровождающиеся усилением вулканической деятельности, изменяя равновесие газов в атмосфере, являются тем самым пусковым фактором, вызывающим цепь изменений в органическом мире.

* * *

Сформулированные четыре закона биогенеза не равноценны, поскольку два последних закона представляют собой частные случаи органического роста, то есть отрицательный рост и резкое изменение направления и скорости роста. Собственно, стабилизация признаков во взрослом состоянии может рассматриваться как остановка роста, то есть особая его форма. Таким образом, закон эволюции есть основной закон биогенеза [Соболев, 1927б, с. 34].

Биогенетические циклы

Вещество, из которого состоят материальные тела, построено по прерывистому, а не по сплошному типу. Также в природе распространена периодическая повторяемость сходных состояний вещества или цикличность основных процессов, примером чего служит периодическая система Д.И. Менделеева.

Сами материальные тела проходят определенный цикл развития, в качестве примера которого Д.Н. Соболев [1926] привел звездные системы. Так, из газопылевой туманности формируется звезда с системой планет. Ее развитие может закончиться по мере остывания звезды, но возможен и взрыв звезды с рассеянием ее вещества, а затем происходит возобновление цикла развития новой звезды.

Земля в целом и элементы составляющих ее различных оболочек проходят свои циклы развития. В частности, геологическая история свидетельствует о нескольких циклах земной коры [Соболев, 1915, 1926].

Ритмика развития присуща и группам живых организмов. Так, «в истории филетических ветвей, а иногда и целых органических сообществ, мы различаем моменты их, часто неожиданного, появления; краткие эпохи быстрого, иногда бурного, как бы эксплозивного развития и формообразования, которые, в противоположность катастрофам, именуют *анастрофами*; длинные периоды спокойной и медленной эволюции или даже стабилизации форм; и наконец, эпохи их быстрого упадка и вымирания. Эти *критические моменты* носят характер настоящих органических *катастроф*» [Соболев, 1926, с. 49].

Биогенетический цикл включает четыре фазы: 1) органического роста, 2) стабилизации, 3) омоложения, 4) превращения [Соболев, 1927б]. Первые две фазы составляют полуцикл эволюции, вторые – полуцикл революции.

Как полагал Д.Н. Соболев [1924, с. 173], «общий ход биогенеза определяется четырьмя формулированными нами законами, то есть сложением и взаимодействием тех сил, проявлением которых они являются, и совершается в направлении равнодействующей. Эта равнодействующая не имеет вида прямой, а дает нам картину волн или циклов. Это объясняется тем, что отношение между интенсивностями действия названных биогенных сил не остается постоянным во все моменты биогенеза. То одна, то другая из них, усиливаясь, перетягивает равнодействующую

в свою сторону. Таким образом, преимущественное влияние каждого из четырех законов характеризует особое состояние или особую форму биогенеза. Каждой такой фазе соответствует особое состояние проходящих через нее органических форм или их отдельных признаков и особый тип их изменчивости».

Так, в фазе роста преобладает закон эволюции, вызывающий органический рост, выражающийся в прогрессивном или градационном изменении признаков; изменчивость принимает вид проградации или просто градации.

В фазе стабилизации доминирует закон сохранения вида, обеспечивающий стационарное состояние, выражающееся в стойкости признаков, находящихся в состоянии подвижного равновесия; изменчивость выражается в комбинациях и флюктуациях признаков.

В фазе омоложения действует закон обратимости эволюции, вызывающий омоложение (или вымирание форм, не способных к омоложению), выражающееся в регрессивно изменяющихся признаках; изменчивость принимает вид ретроградации.

В фазе превращения преобладает закон прерывистости, вызывающий переворот в строении, выражающийся в признаках, уклоняющихся от типа; изменчивость принимает вид сальтации.

* * *

Проблему вымирания организмов Д.Н. Соболев [1928] обсудил детально. Так, он указывал, что вымирание определенных групп живых существ не могло быть вызвано другими живыми существами как в результате вытеснения более адаптивными формами, так и вызванное хищниками, или борьбой за какой-либо ресурс, или локальными катастрофами. Таким образом, внешние причины имеют местное значение, и они не могут привести к обширному вымиранию, то есть они не могли быть решающими причинами в процессе вымирания [Соболев, 1928].

Вполне естественно Д.Н. Соболев пришел к выводу, что за вымирание ответственны внутренние факторы, и он создал логически непротиворечивую теорию, увязывающую внутренние факторы с внешними изменениями.

Так, по его мнению [Соболев, 1924, 1928], эволюция направлена на согласование всех систем организма между собой и подчинению их интересам целого. Увеличение количества орга-

нов, соответственно, усложнение организации способствует увеличению количества связей индивида с внешним миром и тем самым усилению интеграции. Таким образом, процесс эволюции направлен на гармонизацию как частей самого организма, так и на согласование его связей с внешним миром. Гармонизация осуществляется как пассивно, когда среда является фактором, в конечном счете изменяющим строение организмов, так и активно, когда организмы воздействуют на среду, изменяя ее.

В процессе эволюции степень гармоничности живых систем может как повышаться, так и понижаться. Организм – это весьма сложная система, как полагал Д.Н. Соболев [1924, 1928], образующаяся в результате развития комплекса наследственных зачатков, причем отдельные зачатки частично сохраняют свою самостоятельность и способны в той или иной степени развиваться независимо друг от друга. При гипертрофированном развитии отдельных частей наступает дискорреляция и дисгармония в строении организма. Способом преодоления дисгармонии является возврат к более ранним этапам развития, на которых дискорреляция проявляется слабо, а затем продолжение развития по иному – гармоничному пути. Однако такой возврат не всегда возможен, и дисгармоничные формы обречены на вымирание. Именно в этот момент, еще до наступления полной нежизнеспособности организмов на сцену выступает отбор – могильщик таких дисгармоничных форм.

В истории живой природы случались эпохи великого вымирания, за которыми следовали фазы коренной смены фаун, причем такие революции происходили как на суше, так и в море. Как обосновывал Д.Н. Соболев, коренные изменения

биосферы коррелируют с фазами геологических циклов, причем «Сравнительно мало чувствительное к переменам климата животное население земли оказывается необычайно чутким к орогеническим движениям и дает явственную и очень сильную реакцию уже при самом их наступлении, можно даже сказать – приближении, и менее энергично отзывается на их заключительные фазы. Иначе ведет себя растительный мир: моменты смены флор не предшествуют, а следуют за эпохами горообразования» [Соболев, 1928, с. 66].

Таким образом, орогенез изменяет всю физико-географическую оболочку Земли, вызывает перераспределение суши и моря, производит вертикальное расчленение суши, влияя тем самым на климат и меняя границы климатических областей. Тем самым ухудшаются условия жизни живых существ, вызывая вымирание одних и изменение организации других организмов на основе эволюции наследственной массы.

* * *

Как полагал Д.Н. Соболев [1924, с. 176], его теория представляет собой «синтез линнеевского принципа сохранения вида, ламаркова принципа эволюции, дополненного принципом ее обратимости, зародыши которого имеются в учении Жоффруа, и принципа прерывистости, установленного Кювье (и отчасти Жоффруа)». По его представлению, организмам присущ внутренний закон развития, не зависящий ни от отбора, ни от прямого влияния среды, а внешние условия могут лишь способствовать или затруднять (и даже вызывать регресс) осуществлению этого процесса.

Сходные представления отечественных ученых

Палеонтология всегда была источником эволюционных представлений, альтернативных дарвинизму, причем достаточно разнообразных. Среди них эволюционная теория Д.Н. Соболева выделяется сложной структурой. Не мудрено, что отдельные элементы, входящие в состав его теории, приходили в голову и некоторым другим отечественным ученым.

Так, В.П. Амалицкий [1896] отметил связь эволюции организмов с изменением рельефа земной поверхности. Эта эволюция выражалась, в том числе, и в чередовании медленных и быстрых эволюционных изменений. Также он указал

на связь развития растительного мира и позвоночных животных.

На связь между климатическими изменениями и эволюцией животных обратил внимание П.П. Сушкин [1922], причем в эпохи резкой смены климата происходило вымирание одних типов и распространение других. Эта смена происходила не вследствие конкурентного вытеснения одного типа другим, а вследствие первоначального сокращения его численности, обусловленного изменением условий обитания. Не во всех случаях происходила замена низкоорганизованного типа на высокоорганизованный. Бывало и

наоборот, например, в конце мезозоя произошло резкое сокращение разнообразия высокоорганизованных головоногих моллюсков, а в кайнозойе выросло разнообразие моллюсков с более низкой организацией [Сушкин, 1922].

По мнению Н.Н. Яковлева [1922], катастрофический характер вымирания невозможно объяснить действием борьбы за существование и вытеснением одних групп животных другими, так как разнообразие и численность преуспевающей группы возрастает спустя какое-то время после вымирания предшествующей группы. Таким образом, «стимулом к развитию новых групп организмов является возникновение свободных мест в экономии природы. Одна группа не вытесняет другую, вступая с нею в борьбу, но занимает место, ею освобожденное вследствие вымирания от неблагоприятных условий жизни, прежде всего неорганических и прежде всего климатических» [Яковлев, 1922, с. 26]. Он считал, что наличие свободных мест вследствие вымирания обуславливает возможность скачкообразных изменений.

В качестве внешних факторов, обуславливавших вымирание живых существ, указывали геологические и климатические изменения [Павлова, 1924; Личков, 1945, 1965; Панфилов, 1966; Красилов, 1974], интенсивную вулканическую деятельность [Павлов, 1924], повышенную радиоактивность в процессе орогенеза [Дысса и др., 1960].

Процесс развития земной коры по подсчету Б.Л. Личкова [1945, 1965] включает шесть геоло-

гических циклов, а каждый цикл – три фазы: ледниковую, характеризующуюся максимально контрастным рельефом и максимальной денудацией; умеренную и ксеротермическую, для которой характерна сглаженность рельефа и минимальная водная денудация. В последнюю фазу происходили массовые вымирания, причиной которых было оскудение растительности вследствие иссушения климата.

Филогенез Д.В. Панфилов [1968, с. 133–134] разделил на четыре этапа: «1) появление относительно мало специализированных представителей новой группы организмов; 2) приспособление этих организмов к более суровой абиотической обстановке, что сопровождается повышением уровня их организации и жизнедеятельности (ароморфозами); 3) расцвет группы и вместе с тем значительная специализация организмов в отношении биотических условий жизни; 4) вымирание большинства представителей рассматриваемой систематической группы». Он указывал на синхронность прохождения этапов разными группами организмов, на их приуроченность к определенным фазам орогенеза. Так, появление представителей новых групп в ранге от семейств до классов совпадает с началом орогенических движений, второй этап филогенеза приурочен к регрессии морей, расцвет групп – к обширным трансгрессиям, вымирание соотносится с мощными тектоническими движениями [Панфилов, 1968].

Сравнительный анализ теорий циклической эволюции

Главная идея теории Д.Н. Соболева заключается в том, что эволюция имеет циклический или периодический характер. Собственно, теория циклической, повторяющейся эволюции может основываться на четырех архетипах: спирали, волны, годового сезонного цикла и организма как самовоспроизводящегося существа. Деление эволюционного цикла на фазы может осуществляться разными способами.

В случае сезонного цикла это 1) весна: рождение и рост; 2) лето: зрелость и плодоношение; 3) осень: старение; 4) зима: покой.

Если использовать аналогию с жизненным циклом животного, то количество фаз будет разным, основными из которых будут следующие: 1) рождение; 2) рост (развитие), продолжающийся до полового созревания; 3) зрелость; 4) старость; 5) смерть.

Аналогия с волной в зависимости от точки отсчета и формы волны допускает деление на четыре, три и две фазы.

В наиболее проработанных теориях циклической эволюции принимаются три или четыре фазы, поэтому в целях сопоставления разных теорий принято, что полный цикл составляет четыре фазы (табл. 1).

Первая фаза

По мнению К. Бойрлена (1901–1985), на этой фазе случайно и скачкообразно возникают многочисленные различные типы (Formentypen). Они мало стабильны и не связаны с определенным направлением адаптации [Beurlen, 1932].

Образование новых форм обусловлено внутренними (онтогенетическими) причинами. Соответственно, формообразование на этой фазе не

Сопоставление фаз эволюционного цикла по представлениям разных авторов

Автор	Фазы цикла			
	Зарождение	Развитие	Зрелость, стабильность	Старение (вымирание)
Э. Геккель	–	Aufblühzeit, Epacme	Blüthezeit, Acme	Verblühzeit, Paracme
К. Бойрлен	Anfangsphase, Phase des explosiven Entfaltung	orthogenetischer Phase	–	Endphase
О. Шиндевольф	Typenentstehung, Typogenese	Ausgestaltung, Typostase	–	Typolyse
Р. Беллини	stato archeomorfo o d'origine	stato paleomorfo o di progresso	stato mesomorfo o di perfezione	stato neomorfo o di regresso
Д. Роза	fase di prima apparizione	–	fase apogeo od acme	stadio di paracme; stadio di fissità finale ed estinzione
Д.Н. Соболев	фаза превращения	фаза органического роста	фаза стабилизации	фаза омоложения (или вымирания)

обусловлено адаптацией к условиям существования. Наоборот, формирующиеся организмы должны найти подходящую для себя среду, иначе они погибнут. На этой фазе происходит отбор: хорошо сбалансированные формы выживают, плохо сбалансированные – погибают [Beurlen, 1932].

Обсуждая неадаптивность новообразований (Inadaptive Typenneubildung), К. Бойрлен ссылался на В.О. Ковалевского, писавшего об адаптивных и инадаптивных формах и путях эволюции. Однако понять, какая форма адаптивна, а какая – нет, можно только, зная их будущую эволюцию. Если же такой информации нет, то среди различных форм, образующихся в первой фазе, невозможно выявить адаптивные и неадаптивные типы. Поэтому имеет смысл обозначить все формы, образующиеся в данной фазе как *неадаптивные типы* [Beurlen, 1930].

Обсуждая взрывной характер появления новых таксонов, К. Бойрлен ссылался на Ф. Помпеки, характеризовавшего появление аммонитов в нижнем силуре как взрывное (explosiv) [Pompeckj, 1925], Г. Штейнмана, считавшего, что догмат монофилетического происхождения исключил беспристрастное использование фактического материала, который говорит о взрывном появлении новых форм [Steinmann, 1908], Э. Хеннига, писавшего о пластичности возникающей ветви, о быстром ее распаде на множество новых видов и об отсутствии главного ствола [Hennig, 1929].

Как полагал К. Бойрлен, на этапе взрывного развития форма имеет преимущество над функ-

цией. В пользу этой точки зрения свидетельствует сам факт внезапного образования новых типов. Если тип развивается не постепенно, а скачкообразно, он не может сформироваться путем постепенной адаптации или путем употребления или неупотребления органов, требующих длительного времени. Кроме того, если формирование типов в фазе взрывного развития было бы обусловлено прямой адаптацией, то новые типы должны были бы быть полностью адаптивными, а неадаптивные типы не могли бы возникнуть вообще [Beurlen, 1930].

По мнению О. Шиндевольфа (1896–1971), первая фаза – это фаза взрывного возникновения типов (Typenentstehung). Новый типовой комплекс признаков есть не продукт постепенного



Карл Бойрлен

синтеза небольших преобразований, а радикальное преобразование предшествующего типового комплекса во внезапном творческом процессе трансформации (*unvermittelten schöpferischen Umbildungsprozesses*). Новый базовый тип возникает, вероятнее всего, в нескольких параллельных линиях, затем происходит дифференциация организации по многим другим признакам. Таким образом, группа разделяется на подчиненные группы, а виды и расы являются конечной стадией такого развития.

Принятие внезапного формирования нового типового комплекса позволяет объяснить отсутствие промежуточных форм в палеонтологической летописи. Сама идея постепенного преобразования организации и отдельных органов не соответствует действительности, поскольку между многими состояниями признаков невозможна промежуточная фаза, например, преобразование ротового аппарата бесчелюстных позвоночных в челюсть может быть осуществлено только скачком. В контексте парадигмы постепенного изменения к предковым взрослым формам предъявлялись невообразимые требования, так как такие формы представлялись как обобщенные типы без каких-либо специализаций в любом направлении. В контексте представлений О. Шиндевольфа разные специализированные типы можно легко получить путем изменения ранних онтогенетических или личиночных стадий.

В сравнении с адаптивными признаками типовые признаки не связаны с параметрами среды и определенным образом жизни, так как адапта-



Отто Шиндевольф



Рафаэлло Беллини

ция к конкретным местообитаниям не выходит за рамки типового комплекса. Появление новых типовых комплексов не может быть объяснено ни в рамках дарвинизма, ни ламаркизма, и искать объяснение необходимо на основе наследственности [Schindewolf, 1937].

Р. Беллини (1874–1930) в развитии скульптуры раковины моллюсков кратко охарактеризовал четыре фазы. Первая фаза – это археоморфная стадия, или состояние зарождения (*stato archeomorfo o d'origine*), на которой новые формы начинают дифференцироваться от старого рода [Bellini, 1905].

По мнению Д. Роза (1857–1944), видовые особенности predeterminedены в идиоплазме, и модификации идиоплазмы обуславливают эволюционные изменения [Rosa, 1918, p. 12], причем группа разделяется на две линии [Ibid., p. 150].

Как полагал Д.Н. Соболев [1924], в фазе превращения сальтационно возникают формы, уклоняющиеся от типа.

Итак, общими чертами первой фазы является сальтационное, происходящее по внутренним причинам возникновение многочисленных форм, которое никак не связано с адаптацией к условиям обитания.

Вторая фаза

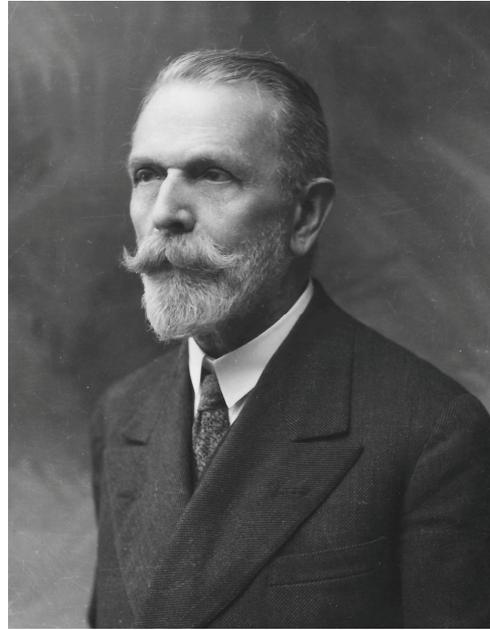
По мнению Э. Геккеля (1834–1919), эта фаза (*Aufblühzeit*, *Erasme*) соответствует подростковому возрасту (*Juventus*, *Adolescentia*), или периоду формирования (*Anaplasia*, *Evolutio*), и характеризуется количественно: ростом, распространением, расширением. Так, развитие ствола (*Stamm*, *Phylon*) характеризуется увеличением

числа особей, а также размером области их распространения. Второй количественной характеристикой является увеличение числа подчиненных категорий (классов, отрядов и т.д.), которое происходит вследствие дивергенции признаков видов. Эта фаза длится до тех пор, пока продолжает увеличиваться количество подчиненных групп, а также количество особей [Haeskel, 1866b, S. 367].

Как полагал К. Бойрлен, это фаза ортогенетического, направленного дальнейшего развития (*Weiterbildung*). Типы, сформированные на первом этапе, стабилизируются; их развитие проходит в определенном направлении в четких, ограниченных пределах, не затрагивающих сформированный тип. Развитие становится необратимым, распространены итерации и параллельное развитие; размеры непрерывно увеличиваются. Все закономерности, характерные для процесса эволюции, действительны только для этой фазы [Beurlen, 1932].

Ученые, писавшие об ортогенезе, трактовали его различно. Так, Т. Эймер трактовал ортогенез как органический рост, К. Негели, Л. Додерляйн, О. Абель понимали ортогенез как инерцию развития, Э. Хенниг – как закон роста, Д. Роза – как прогрессивное снижение изменчивости. Сам К. Бойрлен придерживался последней точки зрения. Аргументировал он ее следующим образом. Теоретически можно различать восходящее (*aufsteigende*) и нисходящее развитие (*absteigende Entwicklung*). Второй способ развития характеризуется потерей некоторых признаков, то есть обеднением организации.

Эти способы развития можно соотнести с адаптивными и инадаптивными типами в фазе взрывного развития. Предположительно адаптивные типы должны постоянно проходить восходящую эволюцию, в то время как инадаптивные типы могут развиваться только по пути дегенерации, то есть либо выживать какое-то время без изменений, либо вымирать, если переход на адаптивный тип формы невозможен. Однако возможность адаптивного развития не подтверждается палеонтологическими данными. Таким образом, инадаптивный тип вследствие своего нисходящего развития, ведущего к более глубокому уровню организации, претерпевает богатое развитие. Отсюда следует, что ортогенетическое развитие присуще данному типу. Этот вывод подтверждается многочисленными примерами чрезмерной специализации, при которой развитие какого-либо органа в заданном направлении



Даниэле Роза

переходит все мыслимые пределы, доводя его до крайней степени нецелесообразности.

Более сильное подтверждение ортогенеза дают параллелизмы развития и итерации. Каждый тип формы может преобразовываться только в определенном направлении, диктуемом базовым типом. Факт направленного изменения является фундаментальным отличием ортогенетической фазы от фазы взрывного развития (*explosiven Entfaltung*), в которой имеется более или менее неограниченная возможность образования новых форм.

Однако формулировка принципа прогрессивного уменьшения изменчивости (*Prinzip der progressiven Reduktion der Variabilität*), данная Д. Роза, некорректна, поскольку незадолго до окончательного вымирания линий их изменчивость возрастает. Эта формулировка была изменена Л. Плате на «закон постепенно уменьшающейся широты эволюции (*Gesetz der fortschreitend verminderten Evolutionsbreite*)», а О. Абелем на «закон постепенно уменьшающейся возможности эволюции (*Gesetz der fortschreitend verminderten Evolutionsmöglichkeit*)» [Abel, 1929]. Собственно, именно уменьшение пластичности ведет к детерминированности развития. Из направленности и детерминированности эволюции следует ее необратимость, что выразил Л. Долло в законе необратимости эволюции [Beurlen, 1930].

Итак, по мнению К. Бойрлена, ортогенез обусловлен не какими-то внутренними причинами,

а уменьшением эволюционной пластичности (*Evolutionsbreite und Evolutionsfähigkeit*) вследствие изменений в определенном направлении. Если в первой фазе форма доминировала над функцией, то во второй фазе функция доминирует над формой. Объяснял он это тем, что онтогенез возникших новых форм первоначально очень нестабилен, но в постоянных условиях с повторением в каждом новом поколении он становится все более и более устойчивым, детерминированным. Таким образом, диапазон изменчивости должен постепенно уменьшаться в ходе ортогенетической трансформации.

Каждая образовавшаяся форма преадаптирована к определенному образу жизни. Все признаки, которые оказываются значимыми для нового образа жизни, будут, конечно, укрепляться в процессе воспроизводства. С другой стороны, те органы, которые бесполезны в новых условиях, будут атрофированы. Таким образом, в последовательности индивидуальных циклов происходит постепенное смещение времени закладок и изменение скорости развития тех или иных органов во время онтогенеза.

Поскольку эти изменения, основанные на гипертрофии или атрофии определенных органов, соответственно, выражающиеся и во внутреннем метаболизме, с течением времени должны стабилизироваться, то они станут независимыми от сиюминутной выгоды, трактуемой как адаптация, что может привести к чрезмерной специализации. Таким образом, по мнению К. Бойрлена, изменение строения на этапе лабильного развития – это не прямая адаптация, а реакция на стимулы окружающей среды предположительно через эндокринные железы, то есть она должна интерпретироваться как инадаптивная реакция, а не как компенсирующая реакция на соответствующее влияние окружающей среды.

Как полагал О. Шиндевольф, вторая фаза – это фаза постепенного развития (*Ausgestaltung*) нового типового комплекса. Развиваются многочисленные параллелизмы, но типичный комплекс, присущий представителям всех параллельных линий, не был приобретен в отдельных линиях независимо, так как его формирование предшествовало разделению ствола на параллельные линии.

Если бы адаптация и отбор обеспечивали усовершенствование (*Vervollkommnung*) организмов, то представители «низших» групп должны были бы исчезнуть. Поскольку в настоящее время «низшие» организмы существуют наравне с



Эрнст Геккель

«высшими», то дифференциация и адаптация происходят только в рамках отдельных базовых типов и не выходят за их пределы [Schindewolf, 1944].

Вообще, дифференциацию и специализацию следует рассматривать как процесс, противоположный типогенезу. Так, специализация суживает возможность развития, заводит в тупик и, в конце концов, приводит к вымиранию. Тогда как в типогенезе формируются обобщенные типы – основа для новых направлений адаптации и специализации.

По мнению Р. Беллини, это палеоморфная стадия, или состояние прогресса (*stato paleomorfo o di progresso*), на которой дифференциация усиливается, появляются украшения на раковине [Bellini, 1905].

Как полагал Д.Н. Соболев [1924], в фазе органического роста происходит прогрессивное изменение признаков.

Итак, общими чертами второй фазы является направленность развития, сопровождающаяся параллелизмами.

Третья фаза

По мнению Э. Геккеля, эта фаза (*Blüthezeit*, *Acme*) соответствует возрасту зрелости (*Maturnitas*, *Adultas*), или времени трансформации (*Metaplasis*, *Transvolutio*), и характеризуется качественным совершенствованием (*Vervollkommnung*) – разносторонней адаптацией к самым разнообразным условиям существования. В стволах подчиненные группы не увеличиваются

в количестве, но характеризуются качественным совершенством. Завоеванную в борьбе за существование область распространения группа успешно защищает в борьбе с конкурирующими группами. Эта борьба заставляет группу максимально адаптироваться к различным условиям существования в области обитания. Соответственно, происходит дифференциация, и группа распадается на богатый и разветвленный кластер подчиненных групп, то есть род образует множество подродов, семейство – множество подсемейств и т.п. [Haeckel, 1866b, S. 368].

По мнению Р. Беллини, это мезоморфная стадия, или состояние совершенства (*stato mesomorfo o di perfezione*), на которой дифференциация максимальна, а род достигает полной автономии [Bellini, 1905].

Как полагал Д. Роза, на стадии апогея представлено наибольшее богатство и разнообразие видов данной группы, поскольку осуществляется баланс между производством видов и их исчезновением [Rosa, 1918].

По мнению Д.Н. Соболева [1924], в фазе стабилизации группа находится в стационарном состоянии, а изменчивость сводится к комбинациям и флюктуациям.

Общей чертой этой фазы является максимальное разнообразие форм.

Четвертая фаза

По мнению Э. Геккеля, эта фаза (*Verblühzeit, Paracme*) соответствует старости (*Deflorescentia, Senilitas*), или времени регрессии (*Cataplasis, Involutio*), и характеризуется уменьшением количества особей, вплоть до их полного исчезновения.

У стволов на этой стадии происходит уменьшение количества подчиненных групп, причем, скорее всего, прогрессивно усовершенствованные новые группы вытесняют предковые группы, которые больше не отвечают требованиям, предъявляемым к ним измененными условиями существования. Таким образом, вырождение родительских групп, вероятнее всего, связано с отсутствием необходимого совершенствования (*Fortbildung*), чем с положительным регрессом (*positive Rückbildung*), то есть закат групп в большинстве случаев происходит не столько из-за полного вымирания, сколько из-за вымирания ветвей, получивших одностороннее изменение вследствие вытеснения ветвями, развитие которых координировано. Чем выше ранг систематической группы, тем меньше вероятность того,

что она полностью вымрет, поскольку будет выше вероятность того, что даже когда большая часть группы вымрет, какая-то ветвь группы выживет, и исходный ствол будет развиваться в этом направлении. Отсюда количество вымерших родов намного больше, чем количество вымерших семейств, причем последних намного больше, чем вымерших отрядов, а их, в свою очередь, намного больше, чем количество вымерших классов, а о вымерших в целом стволах нет достоверных сведений [Haeckel, 1866b, S. 369].

Как полагал К. Бойрлен, на заключительной фазе (*Endphase*) теряется стабильность форм, увеличивается изменчивость, но происходит не формирование новых типов, как на первом этапе, а, скорее, происходит одичание и размывание форм (*Formverwilderung und Formunsicherheit*), о чем свидетельствуют аномальные и патологические явления. На этой фазе группа угасает и вымирает [Beurlen, 1932].

По мнению О. Шиндевольфа, на этой фазе происходит распад типа. Специализация в результате постоянного развития становится сверхспециализацией, которая разрушает гармоничное состояние организации и нарушает жизнедеятельность животных. Дальнейшее увеличение размеров переходит в непропорциональный гигантизм. Гигантские формы, по-видимому, в полном расцвете, с высокодифференцированной, но очень односторонней адаптацией, уже несут на себе признаки начала упадка и загнивания. Это относится, например, к современным слонам и китам. Другие же филогенетические линии уже достигли и превзошли свой оптимум в более ранние времена, и они вымерли к настоящему времени [Schindewolf, 1964, S. 89–90].

По мнению Р. Беллини, это неоморфная стадия, или стадия регресса (*stato neomorfo o di regresso*), на которой дифференциация начинает выходить за рамки рода, то есть виды настолько далеко расходятся друг от друга, что возникают другие формы и другие роды, которые, в свою очередь, начнут серию вышеупомянутых четырех фаз [Bellini, 1905].

Эта фаза эволюционного цикла соотносится с двумя стадиями, выделенными Д. Роза [Rosa, 1918]. Во-первых, это стадия паракме (*stadio di paracme*), на которой формы представлены большими размерами или усложненными, кажущимися бесполезными или преувеличенными фантастическими формами и структурами отдельных частей тела. Во-вторых, это стадия по-

стоянства (отсутствия изменчивости) и вымирания (*stadio di fissità finale ed estinzione*).

По мнению Д.Н. Соболева [1924], в фазе омоложения признаки данной группы изменяются регрессивно, то есть омолаживаются. Группа, не способная к омоложению, вымирает.

Общей чертой этой фазы является увеличение изменчивости, приобретающей патологический характер, и последующее вымирание таких форм.

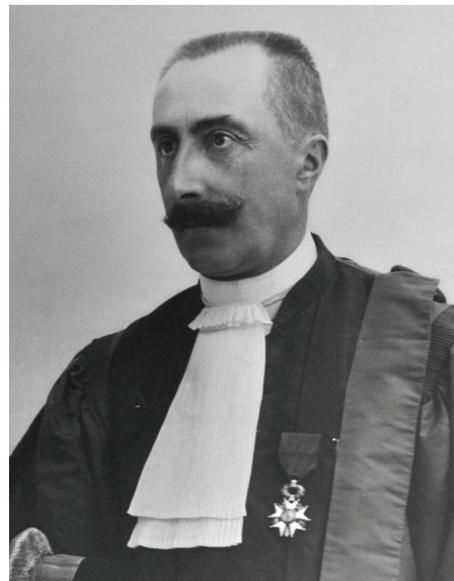
* * *

Следует отметить некоторые яркие особенности рассмотренных теорий.

Так, Э. Геккель представлял биоразнообразие как организованное из генеалогических индивидов трех порядков (ступеней, иерархических уровней). Первый (нижний) уровень представлен *индивидами* (особями), развивающимися из яйца (зиготы) и жизненный цикл которых представляет собой онтогенез. Второй (средний) уровень представлен *видами*, образованными множеством очень похожих циклов поколений. Третий (высший) уровень представлен *стволами* (*Stamm, Phylon*), которые суть сумма всех организмов, происходящих от одной и той же самопроизвольно возникшей формы [Haesckel, 1866b, S. 303].

Важно, что из групп разных систематических категорий (род, семейство, отряд, класс, тип), применяемых в то время, Э. Геккель признавал в качестве реально существующих только группы категории типа (ствола) [Haesckel, 1866b, S. 393]. Их реальность основывалась, по его мнению, на том, что стволы возникли независимо от друг друга путем непосредственного перехода неорганической материи в органическую [Haesckel, 1866b, S. 419]. Он ввел специальные термины: *онтогенез*, обозначающий развитие индивида (особи), и *филогенез*, обозначающий «эволюционную историю органических стволов» [Haesckel, 1866a, S. 30].

Несмотря на то, что основной причиной эволюционных изменений, по мнению К. Бойрлена, были онтогенетические преобразования, он принимал органическую причинность, ссылаясь на понятия целостности (*Ganzheit*) Г. Дриша и судьбы (*Schicksal*) О. Шпенглера. Выражением этой причинности в филогении является циклический ход развития с его различными фазами (рождение – молодость – зрелость – старость – смерть). По мере прохождения фаз в отношении «окружающая среда (*Umwelt*) – организм» акцент смещается от окружающей среды к орга-



Шарль Депере

низму и заканчивается обособлением организма от его среды и, следовательно, его смертью,

Таксономические группы (вид, род, семейство, класс и т.д.) являются органическими единицами, то есть индивидами более высокого уровня, внутреннее единство которых сохраняется зародышевой линией [Beurlen, 1932, S. 79].

Взаимоотношения таксономических групп разных рангов также основываются на цикличности развития. Так, эволюция отрядов, семейств и т.д. – циклы меньшей длины волны, входящие в большой цикл типа или класса. В каждом цикле четко различимы две стадии: 1) стадия взрывного разделения основного типа (*Grundtypus*) на ряд планов строения (*Bauplan*) и 2) стадия последовательной эволюции (*folgerichtige Ausgestaltung*) планов строения, не выходящей за их пределы [Beurlen, 1930, S. 508].

О. Шиндевольф ввел унифицированные термины для фаз филогенетического развития: 1) фаза *типогенеза* (*Typogenese*), в которой происходит оформление основного типа (*Grundbaupläne*); 2) фаза *типостаза* (*Typostase*), в которой выработанный тип сохраняется неизменным; 3) фаза *типолиза* (*Typolyse*), в которой происходит распад типа перед вымиранием [Schindewolf, 1951, S. 137]. Он считал, что такое филогенетическое развитие свойственно таксонам разного ранга [Schindewolf, 1964, S. 89].

Как видно из табл. 1, немецкие ученые разделили эволюционный цикл на три фазы, тогда как итальянские ученые и Д.Н. Соболев – на четыре. У французских и англосаксонских ученых

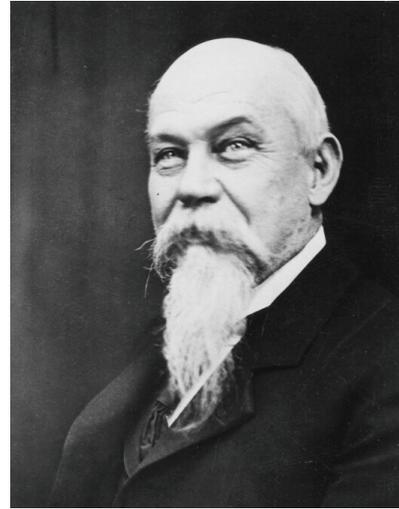
схемы периодизации эволюционного цикла заимствованные. Так, трехфазная схема (стадии юности, зрелости и старости) француза Ш. Депере (1854–1929) заимствована у Э. Геккеля [Dépéret, 1907, p. 246; Депере, 1915, с. 190]. Надо заметить, что Э. Геккель повлиял и на Д. Роза, который использовал его термины *акме* и *параакме*, но схема у него четырехфазная.

У англосаксонских ученых более разнообразные взгляды. Так, в год выхода из печати «Общей морфологии» Э. Геккеля американский палеонтолог А. Хайат (1838–1902) опубликовал статью о соотношении онтогенеза и филогенеза головоногих моллюсков [Huatt, 1866]. Он привел две схемы периодизации онтогенеза раковины аммонитов: французского натуралиста А.Д. д'Орбиньи, разделившего онтогенез на пять стадий, и английского палеонтолога Р. Оуэна, разделившего онтогенез на четыре стадии. Точку зрения последнего в этой статье и принял А. Хайат.

Познакомившись с идеями Э. Геккеля [1866b], А. Хайат перенял их. Он заимствовал терминологию Э. Геккеля и его трехстадийное деление онтогенеза (анаплазис, метаплазис и катаплазис) и филогенеза (эпакме, акме и паракме). Соответственно, для разных стадий филогенетического цикла он принял три способа индивидуального развития: *анапластический*, или сравнительно прямой, способ развития, характерный для предковых форм, *метапластический* способ развития, характерный для прогрессивных форм, и *катапластический* способ развития, характерный для высших и более специализированных, но вырожденных и старческих форм. По его мнению, в хронологической последовательности можно различать эпакмические, акмические и паракмические фауны, а в отдельных линиях – эпакмические, акмические и паракмические формы [Huatt, 1889]. Этой же схемы он придерживался и в последующих публикациях [Huatt, 1894, 1897].

Последующие американские и английские палеонтологи основные усилия сосредоточили не на разработке теоретических представлений о периодизации филогенеза, а на детальном описании ископаемых, в том числе выделении признаков старения [Grabau, 1902; Smith, 1905]. Также объяснение филогенеза они строили на основании онтогенетических изменений, главным образом, на законе акселерации [Jackson, 1890; Grabau, 1902; Smith, 1906].

Деление эволюционного цикла на три или четыре фазы, возможно, обусловлено некоторыми



Алфеус Хайат

культурными особенностями. Так, по исследованиям Л. Фробениуса [Frobenius, 1939] числа *три* и *четыре* являются сакральными, и первое из них связано с мужским началом, а второе – с женским. Преобладание мужского или женского начала в этническом менталитете сказывается в сакрализации одного из этих чисел.

Первое свойственно немцам. Так, триадная схема ярко выражена, например, в философии Г.В.Ф. Гегеля. Собственно, руководствуясь именно этой схемой, диктующей деление всего на три части, Э. Геккель разделил биоразнообразие на три структурных уровня: стволы, виды и особи (индивиды). Хотя видовой уровень мало чем отличается от уровня стволов, и его введение было явно излишним. Ненужность видového уровня проявляется и в конструкции самого Э. Геккеля, который, введя понятия *онтогенеза* и *филогенеза*, не предложил аналогичного понятия для вида. Требованием триадной схемы следует считать постулирование Э. Геккелем трех стадий в развитии, трех параллелизмов.

Второе свойственно итальянцам и русским, тогда как в менталитете французов и англосаксов, видимо, отсутствует преобладание одного из начал.

* * *

В представлении эволюционного процесса в целом и циклов в частности имеют значение и визуальные образы. Так, развитие филумов Э. Геккель иллюстрировал образом *дерева* (рис. 1). Собственно, дерево – это один из германских архетипов, в соответствии с которым моделируется мир [Гачев, 1991, 2008]. Для описания филогенеза Э. Геккель широко использо-

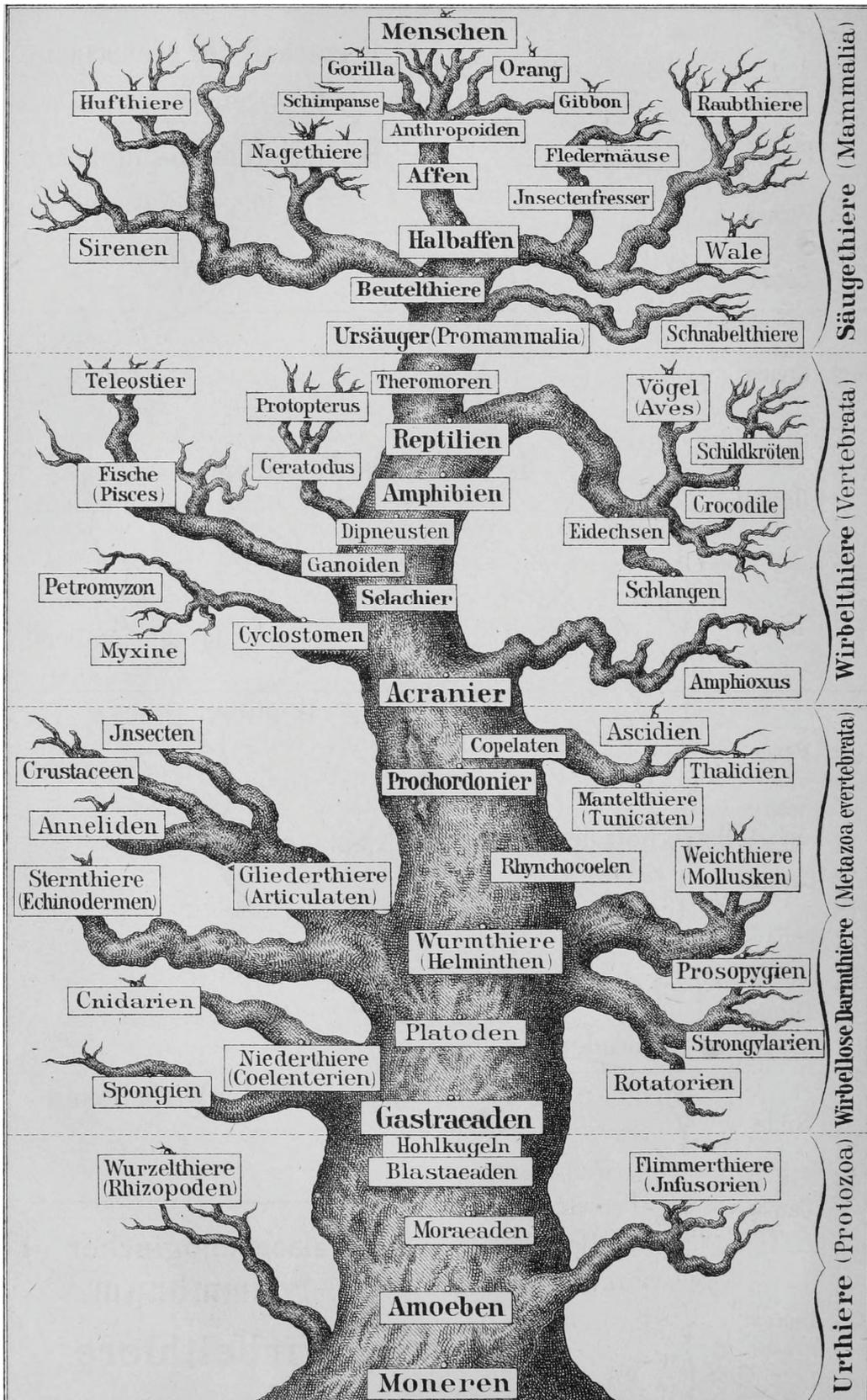


Рис. 1. Родословное древо животных (из [Haeckel, 1891, Taf. 15])

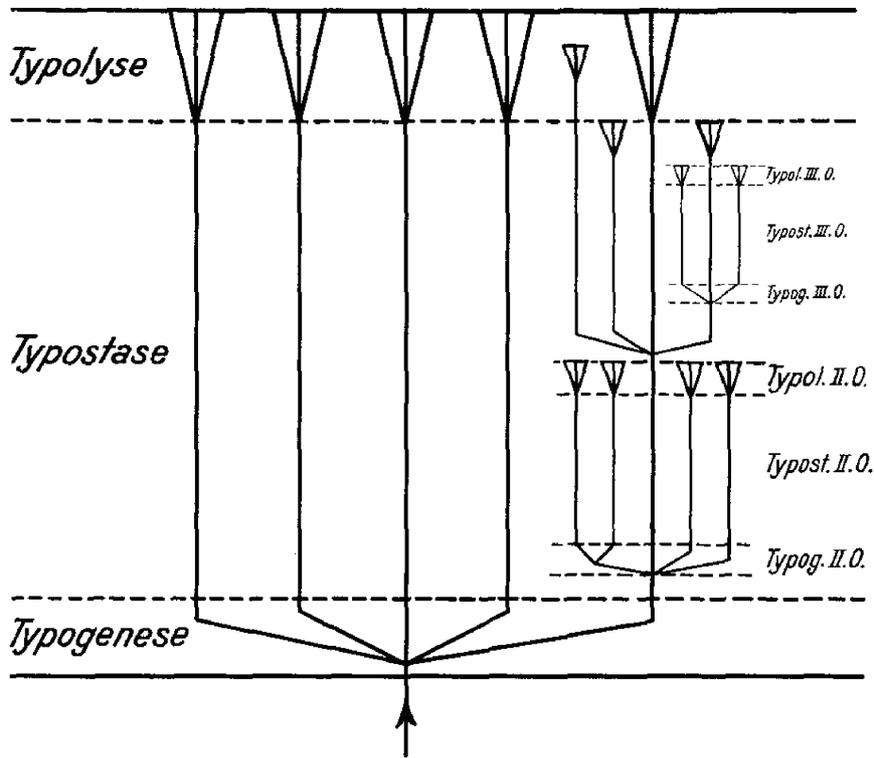


Рис. 2. Схематическое изображение эволюционного цикла (из [Schindewolf, 1964, S. 89])

вал «древесную» терминологию: *Stamm* (ствол) – тип, филум; *Stammbaum* – филогенетическое дерево; *Stammesgeschichte* – филогенетическая история. Дальнейшее обогащение этой терминологии осуществлено в филогенетической систематике (кладистике) В. Хеннигом и его последователями. Например, были введены термины *стволовые* и *кроновые виды*.

Цикличность эволюционного процесса трудно выразить в таком образе дерева, который использовал Э. Геккель. Для этой цели О. Шиндевольф использовал дендрограмму (схематическое дерево), на которой ветви разных уровней соответствуют таксонам разных рангов (рис. 2). Такая схема представляет собой фрактал.

Эволюционный цикл Р. Беллини представил в образе *веретена*: «Особь, виды, роды, классы проходят определенный и ограниченный жизненный цикл, графически представленный веретеном, самая вздутая часть которого соответствует наибольшему изобилию и биологическому совершенству» [Bellini, 1905, p. 148]. Филогению различных групп живых существ в привязке к геохронологической шкале нередко иллюстрируют именно в этой форме (рис. 3).

Визуально эволюционный цикл Д.Н. Соболев представил как *волну* (рис. 4). Этот образ в представлениях Д.Н. Соболева – не мимолетное со-

поставление, а глубинный архетип. Так, он считал, что форма конкретного организма есть результат осуществления наследственности, полученной путем многократного скрещивания его предков. Эта реализованная форма есть сумма предковых форм, сложенная так, как складываются волны (колебания), различающиеся по частоте [Соболев, 1924, с. 41].

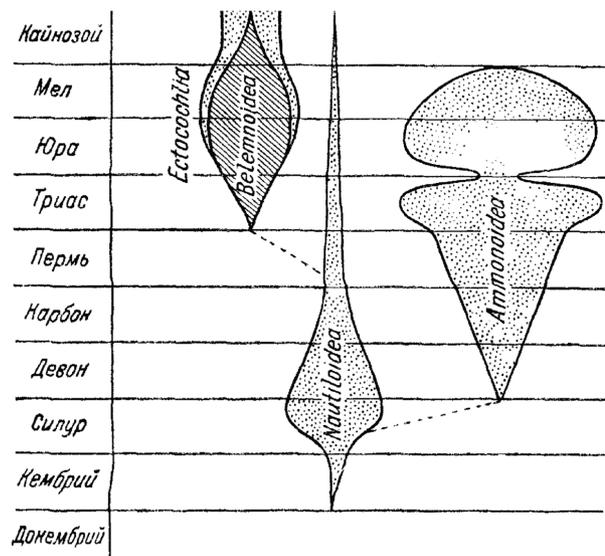


Рис. 3. Филогения головоногих моллюсков (из [Давиташвили, 1949, с. 356])

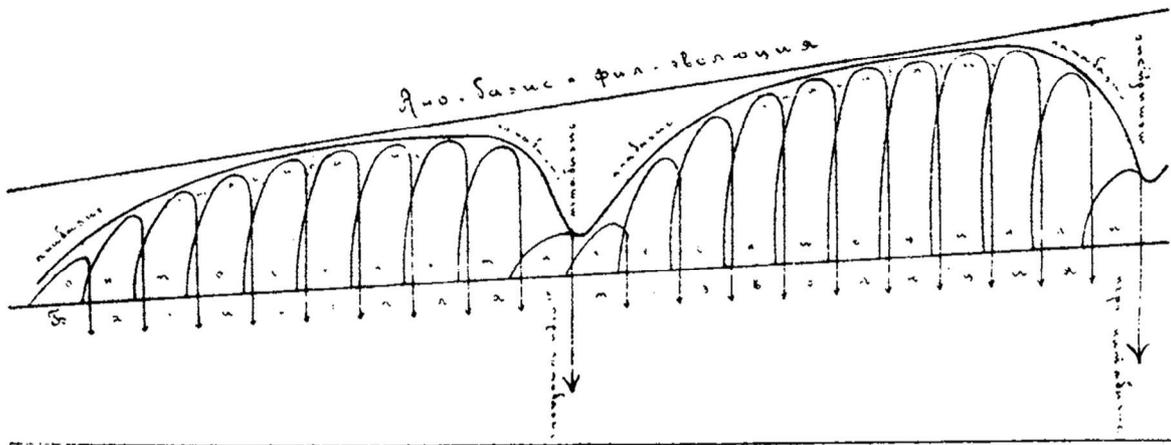


Рис. 4. Схема биогенетических циклов (из [Соболев, 1924, с. 176])

Волновая модель также была применена им для описания эволюции лопастной линии гононатитов. Как полагал Д.Н. Соболев [1924, с. 41], сложный ее рисунок можно интерпретировать как сложение нескольких колебаний с разными амплитудой и частотой. Соответственно, морфогенез, по крайней мере, некоторых частей особи можно представить как волновой процесс.

Описывая эволюцию аммоноидей, Д.Н. Соболев указал, что они испытали несколько волн поднятия и падения. На фазе поднятия формировалась пышная и разнообразная фауна аммоноидей, а на фазе падения происходило сокращение разнообразия с появлением уклоняющихся, аномальных форм. Он интерпретировал такую эволюцию как настоящий волновой процесс, причем в случае аммоноидей «каждая новая эволюционная волна поднимается выше предыдущей, и каждая новая катастрофа сильнее предшествующей» [Соболев, 1926, с. 51].

Как видно из рис. 4, волну можно легко разделить на три части (стадии): подъема (роста), плоского гребня и падения. Зарождение (начало) новой волны несопоставимо по своим характеристикам с другими ее частями, так оно представляет собой точку перегиба между двумя волнами. Итак, есть несовпадение между визуальным образом (волной) и делением эволюционного цикла на четыре фазы. Это несовпадение можно объяснить наложением двух глубинных архетипов: образом волны и числом *четыре*.

Идея Д.Н. Соболева о волнах жизни была поддержана Б.Л. Личковым [1965], который причину их возникновения видел в изменении вращения земного шара и во вращении Солнечной системы вокруг галактического центра. Он полагал, что в космическом году уместаются два геологических цикла. По его мнению, увеличение разнообразия живых существ и их вымирание обусловлено климатическими причинами – увлажнением и иссушением.

Оценка теоретических представлений Д.Н. Соболева

На книгу «Начала исторической биогенетики» была опубликована рецензия Ю.А. Филипченко [1924]. Он воспринял теорию Д.Н. Соболева как чистый автогенез, основанный на синтезе идей Ж.Б. Ламарка и Ж. Кювье (эволюция и революция), а также включающий идею обратимости развития. По мнению Ю.А. Филипченко, внутренний закон развития не был обоснован Д.Н. Соболевым.

Самой важной, оригинальной и наиболее разработанной частью эволюционной теории Д.Н. Соболева Ю.А. Филипченко видел закон обратимости

эволюции, в пользу которого приведено много данных в «Началах исторической биогенетики».

В целом, в рецензии дана положительная оценка «Начал исторической биогенетики», вполне объяснимая, так как Ю.А. Филипченко сам был сторонником автогенетической теории эволюции.

В период борьбы с номогенезом Л.С. Берга критиковалась и теория Д.Н. Соболева [Никольский, 1928]. По мнению критика, сходство их теорий заключается в отрицании естественного отбора как фактора эволюции, в принятии внут-

ренного фактора развития и в признании сальтационного способа таксонообразования.

По мнению А.М. Никольского [1928], теория Д.Н. Соболева может считаться дальнейшим развитием номогенеза⁴. Так, Л.С. Берг писал о законах развития, но не дал им формулировок, тогда как Д.Н. Соболев установил четыре закона биогенеза, хотя, как заметил А.М. Никольский, закон обратимости эволюции не играет значимой роли в номогенезе.

Основные возражения А.М. Никольского заключаются в следующем. Так, по его утверждению, закон есть выражение строгой зависимости одного явления от другого, и он проявляется в повторяемости без исключений одного и того же явления в одних и тех же условиях. Тем самым, в отличие от случая, закон дает возможность предсказывать явления. Если же количество исключений сопоставимо с количеством явлений, подтверждающих закон, или само явление допускает разные трактовки, то нельзя говорить о наличии закона.

По мнению А.М. Никольского, законы, сформулированные Д.Н. Соболевым, не выражают строгую зависимость явлений. В частности, он попытался опровергнуть закон эволюции Д.Н. Соболева на основе параллелизма онтогенеза и филогенеза. Указав, что Д.Н. Соболев утверждал, что яйцо развивается в соответствии с заложенной внутренней программой, А.М. Никольский в качестве примера привел онтогенез европейских пятнистой и черной саламандр. У обоих видов зародыши развиваются в утробе матери и имеют устройства, похожие на жабры и служащие для газообмена. Но пятнистая саламандра рождает детенышей в воду, и они имеют жабры, которые атрофируются после их выхода на сушу. Тогда как черная саламандра рождает детенышей на суше, вполне готовых к самостоятельной жизни и без жабр. П. Каммерер в опыте добился, что пятнистая саламандра рождала полностью сформировавшихся детенышей на суше. На основании этих опытов А.М. Никольский сделал вывод, что развитие зародыша не есть нечто строго предопределен-

ное, и оно может меняться в зависимости от условий. Аналогично и филогенез чрезвычайно зависим от местных условий, и невозможно точно предсказать его ход.

Однако, во-первых, Д.Н. Соболев писал об устойчивости развития яйца при *изоляции от внешних условий*, которые могут замедлять и даже останавливать онтогенез, но не изменять его существенно. Во-вторых, именно это и демонстрирует опыт П. Каммерера. Собственно, детеныши черной саламандры выходят из утробы матери на более поздней стадии развития по сравнению с пятнистой саламандрой. Опыт продемонстрировал, что при изменении условий пятнистая саламандра также способна рождать детенышей на более поздней стадии развития, которые приобрели черты детенышей черной саламандры. Таким образом, закономерность все-таки проявилась.

Критикуя закон обратимости эволюции, А.М. Никольский привел пример с паразитическими животными, у которых упрощение связано со специфическими условиями обитания. Пример со старческими изменениями гониатитов, описанный Д.Н. Соболевым, А.М. Никольский квалифицировал как единственный факт, свидетельствующий в пользу этого закона. Однако он заявил, что неизвестно биологическое значение этих изменений. Тем самым он предположил, что возможна иная трактовка изменений гониатитов, но пока нам неизвестны основания такой трактовки: изменение условий обитания или изменение функции эволюционирующих органов. Примерно также – путем отсылки к неким неизвестным пока факторам – критиковались А.М. Никольским законы наследственности и прерывистости.

Позже идеи Д.Н. Соболева не привлекали внимание исследователей вплоть до конца XX века [Колчинский, 1995, 2002; Назаров, 2005]. В цитированных работах значение исследований Д.Н. Соболева сводится к привлечению внимания к малоисследованным аспектам эволюционного процесса, в первую очередь, к связи органической эволюции с геологическими процессами, а также к сальтационному способу преобразования форм. Такое восприятие идей Д.Н. Соболева вполне объяснимо, поскольку до сих пор среди биологов довлеет идея все расширяющегося эволюционного синтеза.

⁴ Это мнение некорректно с исторической точки зрения. Д.Н. Соболев и Л.С. Берг свои теории создавали независимо друг от друга, поэтому никто из них не мог заимствовать какую-то идею у другого.

Заключение

Историки вплоть до наших времен рассматривают теорию как некую надстройку над фактами [Колчинский, 1995], а в качестве основного способа распространения идей видят их заимствование. До сих пор историки науки пренебрегают структурными связями научных идей с социо-культурными факторами, точнее – изоморфизмом концепций в разных областях человеческой мыслительности, обусловленным использованием одинаковых схем мышления. Однако этот изоморфизм проявляется на фоне этнической специфики, которая требует детального исследования.

В структуралистском контексте теории циклической эволюции – это наиболее полные эволюционные теории, включающие почти все основные характеристики эволюционного процесса. Так, сальтационный характер происхождения новых таксонов, резкость морфологических преобразований, многообразие возникающих форм, неадаптивность изменений представляют собой характерные черты первой фазы эволюционного цикла. Именно эти особенности эволюционного процесса подчеркиваются в различных сальтационных и макромутационных теориях.

Постепенность, направленность, закономерность изменений – это характерные черты второй фазы эволюционного цикла. Номогенез и различные ортогенетические теории сосредоточены как раз на описании этих особенностей эволюционного процесса (обзор см. [Попов, 2005]).

Адаптивный характер изменений преимущественно на видовом уровне, максимальная дифференциация форм – это характерные черты третьей фазы. Адаптациогенез и видообразование находятся в центре внимания таких эволюционных теорий, как селекционизм и ламаркизм.

Патологические изменения форм, а также их вымирание или омоложение – это характерные черты последней фазы эволюционного цикла. Поскольку сложно провести границу между изменениями в процессе специализации, в том числе регрессивными изменениями, наступающими, например, при переходе к паразитизму, и патологическими изменениями (аномалиями, уродствами), то ученые, как правило, квалифицируют такие изменения не как признаки деградации, а как признаки регресса. Соответственно, научные теории, трактующие эволюционный процесс в целом как деградацию, отсутствуют.

При сравнении исторической биогенетики Д.Н. Соболева с другими теориями циклической эволюции выявляется определенное своеобразие его теории, выражающееся в следующих моментах.

Во-первых, это образ волны, который привлекается Д.Н. Соболевым не только для иллюстрации эволюционного процесса, но и для иллюстрации морфогенеза и наследственности.

Во-вторых, это комплекс идей, связанный с концепцией наследственной обусловленности признаков. Так, Д.Н. Соболев признавал относительную независимость признаков, обусловленную отдельными наследственными факторами. Он полагал, что организмы, принадлежащие к любым таксонам, в состоянии образовывать гибриды между собой. Только, чем сильнее различаются организмы, тем более дисгармоничные гибридные формы образуются. Соответственно, чем сильнее различия между организмами, тем на более ранних стадиях развития гибнут их гибридные зародыши, и жизнеспособными оказываются гибриды, образованные организмами, мало различающимися между собой.

В-третьих, несмотря на признание, что живые существа представляют собой комплекс относительно независимых признаков, Д.Н. Соболев [1924, 1928] полагал, что главная эволюционная тенденция заключается в подчинении всех систем организма интересам целого путем их согласования между собой. С этой точки зрения эволюция представляет собой сложный процесс, направленный как на гармонизацию частей внутри организма, так и на согласование связей организмов с внешним миром. Взаимодействие организмов с внешним миром является обоюдным. Так, с одной стороны, среда является фактором, в конечном счете модифицирующим строение организмов. С другой стороны, организмы воздействуют на среду, изменяя ее. Усложнение организации особей способствует увеличению количества их связей со средой и тем самым усилению их интеграции с внешним миром.

В отличие от представления особей как мозаики признаков, по мнению Д.Н. Соболева [1927а], органический мир Земли – это целое, частями которого являются группы живых существ различного ранга, коррелятивно связанные друг с другом. Причем эта корреляция в первую очередь затрагивает численность (массу) связанных групп живых существ. Так, резкое измене-

ние (как правило, увеличение) численности какой-либо группы создает дискорреляцию в жи-

вой природе в целом, устранение которой возможно путем коренной перестройки всей биоты.

Литература

- Амалицкий В.П.* О геологическом развитии организмов и земного рельефа // Варшавские университетские известия. – 1896. – Т. 6. – С. 1–31.
- Гачев Г.Д.* Книга удивлений, или Естествознание глазами гуманитария, или Образы в науке. – М.: Педагогика, 1991. – 272 с.
- Гачев Г.Д.* Национальные образы мира. Эллада, Германия, Франция: опыт экзистенциальной культурологии. – М.: Логос, 2008. – 424 с.
- Давиташвили Л.Ш.* Курс палеонтологии. – М.; Л.: Госиздат, 1949. – 835 с.
- Депере Ш.* Превращения животного мира. – Пгд.: Тип. М. Стасюлевича, 1915. – 269 с.
- Докинз Р.* Расширенный фенотип: длинная рука гена. – М.: Астрель, 2010. – 512 с.
- Докинз Р.* Эгоистичный ген. – М.: АСТ, 2013. – 509 с.
- Докинз Р.* Слепой часовщик. Как эволюция доказывает отсутствие замысла во Вселенной. – М.: АСТ, 2019. – 496 с.
- Дысса Ф.М., Нестеренко П.Г., Стovas М.В., Широков А.З.* К вопросу о причинах вымирания больших групп организмов // Докл. АН СССР. – 1960. – Т. 131. – № 1. – С. 185–187.
- Колчинский Э.И.* Д.Н. Соболев – автор первой концепции синтетического неокатастрофизма // Вопросы истории естествознания и техники. – 1995. – № 3. – С. 35–42.
- Колчинский Э.И.* Неокатастрофизм и селекционизм: вечная дилемма или возможность синтеза? – СПб.: Наука, 2002. – 554 с.
- Кордюм В.А.* Эволюция и биосфера. – Киев: Наук. думка, 1982. – 264 с.
- Кордюм В.А.* О концепции «вирусы» и их месте в биосфере // Биополимеры и клетка. – 2000. – Т. 16. – № 2. – С. 87–98.
- Корякин Л.И.* К 100-летию со дня рождения Дмитрия Николаевича Соболева (1872–1949) // Бюл. МОИП. Отд. геол. – 1972. – Т. 77. – Вып. 6. – С. 125–128.
- Красилов В.А.* Космические факторы и мегаэволюция // Космос и эволюция организмов. – М., 1974. – С. 217–230.
- Лапкин И.Ю., Ремизов И.Н.* Дмитрий Николаевич Соболев (К 100-летию со дня рождения) // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1972. – № 8. – С. 129–132.
- Личков Б.Л.* Геологические периоды и эволюция живого вещества // Журн. общ. биол. – 1945. – Т. 6. – № 3. – С. 157–182.
- Личков Б.Л.* К основам современной теории Земли. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. – 119 с.
- Назаров В.И.* Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. – М.: КомКнига, 2005. – 520 с.
- Никольский А.М.* Разновидность номогенеза (Биогенетика проф. Д. Соболева) // Теория номогенеза. – М.: Изд. Гос. Тимирязевского науч.-иссл. ин-та, 1928. – С. 62–86.
- Павлов А.П.* О некоторых еще мало изученных факторах вымирания // М.В. Павлова. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. – М.; Пгд.: Госиздат, 1924. – С. 89–130.
- Павлова М.В.* Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. – М., Пгд.: Госиздат, 1924. – 131 с.
- Панфилов Д.В.* Причины исторического развития организмов // Вестн. Моск. ун-та. – 1966. – № 2. – С. 38–50.
- Панфилов Д.В.* Периодичность филогенеза и вероятные причины этого явления // Закономерности развития органического мира по данным палеонтологии. – Л.: Наука, 1968. – С. 132–136.
- Поздняков А.А.* Номогенез Л.С. Берга как попытка объединения эволюционистики и систематики // Lethaea rossica. Рос. палеобот. журн. – 2022. – Т. 24. – С. 64–91.
- Попов И.Ю.* Ортогенез против дарвинизма: историко-научный анализ концепций направленной эволюции. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005. – 204 с.
- Попов М.Г.* Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Ч. 2. – Киев: Наук. думка, 1983. – С. 281–479.
- Соболев Д.Н.* Наброски по филогении гониатитов // Изв. Варшав. политехн. ин-та. – 1914. – Вып. 1. – С. 1–191.
- Соболев Д.Н.* Геологические периоды // Природа. – 1915. – № 6. – Кол. 809–832.
- Соболев Д.Н.* Начала исторической биогенетики. – Симферополь: Госиздат Украины, 1924. – 203 с.
- Соболев Д.Н.* Земля и жизнь. I. Геологические циклы. – Киев: Типография Книгоспилки, 1926. – 60 с.
- Соболев Д.Н.* Диастрофизм и органические революции // Природа. – 1927а. – № 7–8. – Кол. 565–582.
- Соболев Д.Н.* Земля и жизнь. II. Эволюция и революции в истории органического мира. – Киев: Типография Книгоспилки, 1927б. – 39 с.
- Соболев Д.Н.* Земля и жизнь. III. О причинах вымирания организмов. – Киев: Типография Книгоспилки, 1928. – 75 с.
- Соболев Д.Н.* Эволюция как органический рост // Природа. – 1929. – № 5. – Кол. 437–454.
- Сушкин П.П.* Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений климата // Природа. – 1922. – № 3–5. – Кол. 3–32.
- Тахтаджян А.Л.* О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике // Бюл. МОИП. Сер. биол. – 1947. – Вып. 5. – С. 95–120.

- Филипченко Ю.А.* Новая теория эволюции // Природа. – 1924. – № 7–12. – Кол. 51–62.
- Шишкин М.А.* Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценоотические кризисы. – М.: Наука, 1987. – С. 76–124.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – М.: Наука, 1982. – 383 с.
- Яковлев Н.Н.* Вымирание животных и растений и его причины по данным геологии // Изв. Геол. ком. – 1922. – Т. 41. – № 1. – С. 17–31.
- Abel O.* Das biologische Trägheitsgesetz // Paläontologische Zeitschrift. – 1929. – Bd. 11. – S. 7–17.
- Bellini R.* L'influenza dei mezzi come causa di variazione e dispersione nei molluschi // Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli. – 1905. – Ser. 1. – Vol. 18. – P. 145–165.
- Beurlen K.* Vergleichende Stammesgeschichte. Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse // Fortschritte der Geologie und Paläontologie. – 1930. – Bd. 8. – S. 317–586.
- Beurlen K.* Funktion und Form in der organischen Entwicklung // Naturwiss. – 1932. – Bd. 20. – S. 73–80.
- Depéret C.* Les transformations du monde animal. – Paris: Flammarion, 1907. – 360 p.
- Frobenius L.* Monumenta Africana: der Geist eines Erdteils. – Weimar: Hermann Böhlau, 1939. – 272 S.
- Grabau A.W.* Studies of Gastropoda // Am. Nat. – 1902. – Vol. 36. – P. 917–945.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 1. – B.: Verlag von Georg Reimer, 1866a. – XXII+574 S.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 2. – B.: Verlag von Georg Reimer, 1866b. – CLX+462 S.
- Haeckel E.* Anthropogenie, oder Entwicklungsgeschichte des Menschen: gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammes-Geschichte. Bd. 2. – Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1891. – S. 385–906.
- Hennig E.* Von Zwangsablauf und Geschmeidigkeit organischer Entfaltung // Reden bei der Rektoratsübergabe. – Tübingen, 1929. – S. 13–39.
- Hyatt A.* On the parallelism between the different stages of life in the individual and those in the entire group of the molluscos order Tetrabranchiata // Mem. Boston Soc. Nat. Hist. – 1866. – Vol. 1. – P. 193–209.
- Hyatt A.* Genesis of the Arietidae // Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard. – 1889. – Vol. 16. – No 3. – P. 1–238.
- Hyatt A.* Phylogeny of an acquired characteristic // Proc. Am. Philos. Soc. – 1894. – Vol. 32. – P. 349–647.
- Hyatt A.* Cycle in the life of the individual (ontogeny) and the evolution of its own group (phylogeny) // Proc. Amer. Acad. Arts Sci. – 1897. – Vol. 32. – No 10. – P. 209–224.
- Jackson R.T.* Phylogeny of the Pelecypoda, the Aviculidae, and their allies // Mem. Boston Soc. Nat. Hist. – 1890. – Vol. 4. – P. 277–400.
- Pompeckj J.F.* Umwelt, Anpassung und Beharrung im Lichte erdgeschichtlicher Überlieferung // Rede zum Antritt des Rektorats der Friedrich-Wilhelms-Universität. – B., 1925. – S. 1–24.
- Rosa D.* Ologenesi. Nuova teoria dell'evoluzione e della distribuzione geografica dei viventi. – Firenze: R. Bemporad & figlio, 1918. – 305 p.
- Schindewolf O.H.* Beobachtungen und gedanken zur Deszendenzlehre // Acta Biotheoretica. – 1937. – Bd. 3. – S. 195–212.
- Schindewolf O.H.* Zum Kampf um die Gestaltung der Abstammungslehre // Naturwiss. – 1944. – Bd. 32. – S. 269–282.
- Schindewolf O.H.* Geologische Zeit und organische Entwicklung // Proc. Linn. Soc. L. – 1951. – Vol. 162. – P. 134–140.
- Schindewolf O.H.* Erdgeschichte und Weltgeschichte // Abh. Akad. Wiss. Lit. math.-nat. Kl. – 1964. – No 2. – S. 53–104.
- Smith B.* Senility among Gastropods // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. – 1905. – Vol. 57. – P. 345–361.
- Smith B.* Phylogeny of the races of *Volutilithes petrosus* // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. – 1906. – Vol. 58. – P. 52–76.
- Steinmann G.* Die Geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. – Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1908. – 284 S.

D.N. Sobolev's historical biogenetics and the theories of cyclic evolution

A.A. Pozdnyakov

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

Evolutionary theory developed by D.N. Sobolev is a theory of cyclic evolution, including four phases. The specific laws act on each phase: at the transformation phase – the law of discontinuity; in the phase of organic growth – the law of evolution; at the stabilization phase – the law of heredity, or conservation of the species; at the rejuvenation phase – the law of reversibility of evolution. Evolutionary cycles are associated with geological cycles that change the appearance of the Earth's surface and cause climate change. Although environmental changes influence the structure of organisms, the main factor transforming the organization of living beings is a change in hereditary germ.