

РЕЦЕНЗИИ

В. А. КРАСИЛОВ

«ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ», ТОМ 6

[Th. Dobzhansky, M. K. Hecht and W. C. Steer (eds.). *Evolutionary biology*, vol. 6, Appleton-Century Crofts, New York, 1972, 445 p.]

6-й том завершает 7-томную серию «Эволюционная биология», изданную в США в 1967—1972 гг. Он наиболее интересен для палеонтологов, так как посвящен Дж. Симпсону в связи с его 70-летием. Биографический очерк, написанный учениками и младшими коллегами Симпсона — М. Гехтом, Б. Шеффером, Б. Паттерсоном, Р. ван Франком и Ф. Вуд, дает представление о размахе научной и просветительской деятельности Симпсона — автора более 700 работ.

15 статей этого тома написаны на излюбленные симпсоновские темы — смысл и значение палеонтологической летописи, сравнительная морфология и филогения позвоночных, зоогеография, эволюция человека. Вклад таких палеонтологов, как Симпсон, в теорию эволюции общепризнан. Однако каково вообще значение палеонтологии для филогенетики? Можно ли считать палеонтологическую летопись (пусть даже со скидкой на ее неполноту) объективным свидетельством эволюционного процесса и пробным камнем для филогенетических гипотез, порожденных сравнительной морфологией? Иначе говоря, можно ли восстановить филогению по последовательности форм в геологическом разрезе при условии достаточной его полноты? Б. Шеффер, М. Гехт и Н. Элдридж (Schaffer, Hecht and Eldridge) в статье «Филогения и палеонтология» отвечают на этот вопрос отрицательно. Во власти палеонтолога лишь построить ряд последовательных изменений признака во времени (хроноклину, по Симпсону), аналогичный морфологическому ряду современных форм (морфоклине). В случае постепенной автохтонной трансформации всей предковой группы (филетический градуализм) хроноклина отражает филогенетическую последовательность форм. Однако такие случаи сравнительно редки. Гораздо чаще хроноклина составлена из фрагментов различных эволюционных линий, не связанных отношениями предок — потомок. Направленность развития также не задается автоматически хроноклиной, так как наиболее древний ее член совсем не обязательно предок всех последующих. Следовательно, кладограмма, построенная по данным сравнительной морфологии (с учетом как существующих, так и вымерших форм, но без учета их хронологической последовательности), — наиболее объективное отражение филогении. В кладистской процедуре реконструкция общего предка (морфотипа) двух форм сводится к снятию их общих производных признаков. Такой гипотетический предок обычно не соответствует древнейшему ископаемому представителю группы. Значит ли это, что гипотетическую реконструкцию следует отвергнуть или по крайней мере приспособить к указаниям летописи? Нет, отвечают Шеффер и его соавторы, такое приспособление нарушило бы внутреннюю логику кладограммы. В отождествлении предкового морфотипа с реальной ископаемой формой нет необходимости. В заключении авторы отмечают (в некотором противоречии с основным текстом), что было бы неразумно использовать палеонтологические данные лишь для расширения спектра возможных морфологических вариантов, сбрасывая со счета временную последовательность. В конечном счете, совпадение морфоклины и хроноклины увеличивает достоверность филогенетической реконструкции. Критическая часть этой статьи, направленная против традиционных представлений о хроноклине как отражении филогении, выглядит убедительно (хотя и не совпадает со взглядами других авторов тома, например, С. Уолшерна, считающего палеонтологическую летопись единственным свидетельством эволюции). Однако внутренняя логика реконструкции, о которой идет речь, — это логика таксономической системы, которая, на мой взгляд, не может выполнять функции филогении (пусть даже гипотетической). Известно, что дендрограмму можно построить для организмов, заведомо не связанных родством. Она, таким образом, не имеет никаких преимуществ перед хроноклиной в смысле выявления филогении. С теоретическими обоснованиями Гехта и его соавторов созвучны выводы С. Гулда (Gould), исследовавшего вопрос об ортогенезе у юрских устриц. В 1922 г. А. Трумен построил эволюционный ряд от *Liostrea* к *Gryphaea* — едва ли не лучший, по его мнению, пример автохтонного развития, в ходе которого у грифей увеличиваются размеры раковины и закручивающе-лево-й створки, ведущие в конце концов

к вымиранию, так как моллюск утратил способность раскрывать раковину. Трумен квалифицировал такое инадаптивное развитие как ортогенез. Многие известные эволюционисты отдали дань ортогенезу грифей. Симпсон и Холдейн полагали, что сверхзакручивание раковины убивало лишь старых особей и служило специальным механизмом поддержания оптимальной возрастной структуры популяции: поучительный пример того, как далеко может зайти теоретик, полагаясь на недостоверные факты. В действительности появление грифей в британском лейасе было скорее результатом иммиграции, чем автохтонной эволюции. Инадаптивное закручивание створки, возможно, объясняется аллометрическим ростом. Гулд, однако, вообще не видит доказательств того, что форма раковины изменялась в течение лейаса и что створки перестали раскрываться. Словом, самоубийственный ортогенез оказался плодом методических ошибок.

Три очерка посвящены эволюционной морфологии и филогении позвоночных. А. Ромер развивает гипотезу Гарстага о происхождении позвоночных от подвижных личинок оболочников. Основной его аргумент состоит в двойственности организации позвоночного, относительной автономности его соматической и висцеральной частей, сохраняющих следы независимого происхождения. Висцеральная часть унаследована от прикрепленных предков, а соматическая развивалась у позднее появившихся подвижных личинок. Педогенетическое превращение этих личинок в позвоночных, вероятно, происходило в пресных водах, хотя многие местонахождения древнейших гетерострак приурочены к прибрежным морским фациям.

С. Макдоуэлл (MacDowell), основываясь на строении языка, постулирует происхождение змей от варанов. В классификации ящериц строение языка играет важную роль и считается константным для ряда семейств. Макдоуэлл подчеркивает, что признаки языка имеют вполне очевидный адаптивный смысл и что константность обусловлена исключительно стабилизирующим (гомеостатическим, по терминологии автора) отбором. При изменении пищевых адаптаций «консервативные» признаки языка претерпевают резкие изменения. Змеи происходят от далеко не самой преуспевающей группы ящериц (*Anguimorpha*), которая тем не менее способна отстоять свою экологическую нишу, сосуществуя с более прогрессивными ящерицами и змеями. Однако эволюционные потенции этой «умеренно преуспевающей» группы, вероятно, исчерпаны, и ретроспективно она была бы оценена как эфемерная промежуточная стадия между двумя отрядами рептилий.

По скелетным признакам ушных кансул среди меловых млекопитающих различимы две группы, близкие, с одной стороны, к копытным, креодонтам и хищным, а с другой — к насекомоядным, грызунам и приматам. В то же время сходство всех мезозойских плацентарных по этим признакам между собой и с сумчатым *Didelphodon*, по мнению Г. Макинтайра (MacIntyre), свидетельствует о монофилетическом происхождении млекопитающих (за исключением однопроходных, которых он относит к рептилиям). Следует отметить, что находки костей слухового аппарата пока плохо увязаны с остатками зубов и челюстей, на которых основана классификация меловых млекопитающих.

Статья Э. Вильямса (Williams) «Происхождение фауны», выдержанная в традициях классического дарвинизма, представляет каузальный анализ диверсификации ящериц *Anolis* на островах Карибского моря. Мы узнаем, сколько видов может вместить островная экосистема и что случится, если добавить еще один вид. Анализ облегчается тем, что эти древесные ящерицы не имеют на островах других конкурентов, кроме видов своего рода. Хотя острова колонизируют популяции разных размеров, все они, оказавшись единственным видом на острове, конвергируют к одной размерной категории. Однако, если добавить еще два вида, то коадаптация ведет к дивергенции размеров, ослабляя пищевую конкуренцию. Крона дерева вмещает лишь три синтопических вида. Четвертый и последующие вынуждены искать другие биотопы, дивергируя с резидентами кроны не столько по размерам, сколько по климатическим предпочтениям. Они образуют симпатрические (но аллопатрические) группировки и климатические विकариаты. Если вид не имеет локальных преимуществ, позволяющих ему сохранить парапатрические отношения с близкими по размерам пищевыми конкурентами и не отделен от них физическими барьерами, он обречен на вымирание. Единственное, на мой взгляд, уязвимое место построений Вильямса, — это игнорирование всех способов видообразования, кроме аллопатрического, которое заставляет его рассматривать формирование симпатрических комплексов только как вторичное объединение некогда изолированных популяций.

Четыре зоогеографические статьи начинаются с почти дословно совпадающих вступительных замечаний, констатирующих тот факт, что до 1965 г. американские палеонтологи (включая Симпсона) были фикситами. Положение изменилось благодаря открытиям морской геологии и геофизики, произведшим революцию в геологии, сопоставимую с дарвиновской революцией в биологии. Э. Колберт (Colbert) полагает, что раннетриасовая фауна позвоночных Антарктиды, найденная в нескольких сотнях километров от полюса, по существу, повторяет листрозавровую фауну Африки и, следовательно, между этими континентами не было существенных преград. Комментируя находки листрозавров в Китае, он пишет, что в будущем они, вероятно, будут встречены и в других странах северного полушария. Это предположение уже оправдалось, листрозавры найдены и на Русской платформе.

В 1952 г. Э. Майр считал идею трансатлантических миграций полностью дискредитированной и не видел смысла в ее дальнейшем обсуждении. Однако М. Маккенна (MacKenna) приводит новые геологические и палеонтологические аргументы в пользу моста Де Гира — так он называет трансатлантический путь от Балтики через Шпицберген и вдоль северного побережья Гренландии. Вплоть до раннего эоцена этот мост был более важным, чем Берингия, находившаяся вблизи полюса и служившая более сильным климатическим фильтром. С другой стороны, К. Блэк (Black) придерживается традиционных взглядов на Берингию как единственно возможный путь из Америки в Евразию, в частности, для белок, появившихся в олигоцене Северной Америки. Р. Хоффштетер (Hoffstetter) отвергает возможность происхождения южноамериканских обезьян и грызунов *Caviomorpha* от иммигрантов из Северной Америки. Их близкое сходство с африканскими группами по морфологическим и паразитологическим показателям невозможно объяснить параллелизмом. Оно определено указывает на миграцию из Африки в Южную Америку. В эоцене миграция на «плотах» более вероятна, чем сейчас, благодаря меньшей ширине водного барьера и предположительно иной системе атлантических течений.

Различным аспектам эволюции человека посвящены пять статей. С. Уошберн (Washburn) сопоставляет палеонтологические и молекулярно-генетические определения возраста человека, между которыми — существенное расхождение. Палеонтологи датируют дивергенцию понгид и гоминид ранним миоценом или даже олигоценом (20—30 млн. лет назад), тогда как мутационная дистанция между гомологичными белками свидетельствует о более поздней дивергенции — 5—10 млн. лет назад. Р. Левонтин (Lewontin) показывает, как изменились представления о генетической структуре популяций человека с внедрением электрофореза белков. Из 17 изученных локусов в среднем 30—36% полиморфны, и каждый индивид гетерозиготен по 6—16% генов. При этом индивидуальная генетическая изменчивость значительно превышает межпопуляционную и межрасовую. Он полагает, что традиционное деление на расы лишено этнических, социальных и генетических основ и вообще должно быть упразднено. С этим выводом едва ли согласятся те палеонтологи, которые находят признаки давней (около 40000 лет) дифференциации рас. В последнее время много говорят и пишут о возможном влиянии дифференциальной рождаемости на интеллектуальный прогресс. В статьях Дж. Нила и В. Шуля (Neel and Schull), а также М. Лернера (Lerner) дан анализ проблемы дифференциальной рождаемости и ее генетического компонента. Влияние отбора по плодовитости на частоту коррелированных с ней генов (можно допустить, что какие-то из 100 с лишним генов, ответственных, по расчетам Лернера, за интеллектуальные способности, попадают в их число) оказывается ничтожно малым, и пророчества эрозии человеческого интеллекта не имеют серьезных оснований. Оптимистичны и выводы Ф. Добжанского (Dobzhansky), который развивает идеи Г. Спенсера и Тейара де Шардена об универсальности эволюционного процесса, включающего космическую, биологическую и интеллектуальную эволюцию.

Во всех статьях идеи, порожденные палеонтологической летописью, так или иначе сопоставляются с достижениями других дисциплин, что служит объединяющим моментом этой полезной книги.