

А.С. Раутиан

Букет законов эволюции

УДК 574.8+576.1.

Палеонтологический институт РАН, Москва E-mail: gsrautian@mtu.net.ru

В кн.: **Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию
А.Ю.Розанова. М.: КМК, 2006. С. 20-38.**

Кратко рассмотрены самые общие свойства любого процесса развития. Они сравнены с установленными палеонтологами закономерностями филогенеза, которые Л. Долло называл «законами эволюции». Это биологический закон инерции (Л. Доденрлейн и О. Абель), законы: необратимости эволюции (Ч. Дарвина и Л. Долло), ортогенеза (В. Гааке и Т. Эй-мер) и адаптивной направленности филогенеза (Ч. Дарвин), прогрессивной специализации (Ш. Депере), градуализма (Ж. Ламарк и Ч. Дарвин), перемежающегося равновесия (Н. Эддридж и С. Гулд) и неравномерности развития флор и фаун (А.И. Толмачев), адаптивного компромисса (А.П. Расницын), основного звена развития (В.Е. Руженцев); правила: «черной королевы» (Л. Ван Вален), правила инадаптивной эволюции (В.О. Ковалевский), персистирования (Т. Гексли), параллельной эволюции (У. Скотт) и аристокенеза (Г. Осборн), адаптивной редукции (Ч. Дарвина). Многие законы, первоначально сформулированные для филогенеза, в действительности являются общими законами любого развития. Некоторые логически альтернативные законы в действительности отражают разные, но строго дополнительные свойства развития. Многочисленные исключения из этих законов являются кажущимися. Они вызваны избирательной неполнотой палеонтологической летописи (принцип Ч. Дарвина) и отсутствием сформулированных границ их применимости. Палеонтологическая летопись (как и всякая летопись) мало пригодна для формулирования на ее материале эмпирических обобщений. Для выявления законов эволюции необходимо использовать гипотетико-дедуктивный метод исследования.

Ключевые слова: развитие, творчество, филогенез, законы эволюции.

Ядро теории биологической эволюции должно составлять учение о макроэволюции. Преувеличенная роль учения о микроэволюции имеет операциональные, т.е. эпистемологические, а не онтологические причины. Обусловлено это тем, что длительные даже в геологическом масштабе времени процессы макроэволюции недоступны непосредственному наблюдению и тем более экспериментальному вмешательству.

Закономерности филогенеза, или «**законы эволюции**», по выражению великого Л. Долло (Dollo, 1893; Долло, 1974) составляют ядро учения о макроэволюции. Вклад палеонтологов в выявление этих законов (а их в общей сложности было сформулировано более 100: Rensch, 1954) превосходит вклады в эту область биологов всех других специальностей вместе взятых. Это самая палеонтологическая область теории биологической эволюции, занимающей центральное положение в системе всех биологических знаний (Шноль, 1979, 1991, 1998, 2001; Медников, 2005).

Однако трудно себе представить более ненадежную область теории эволюции, чем учение о закономерностях филогенеза. Буквально прочитанная палеонтологическая летопись опровергает эти законы, пожалуй, чаще, чем подтверждает. Ссылаются обычно лишь на немногие из них и то лишь тогда, когда материал (как правило, палеонтологический) обнаруживает особенно полное соответствие (что бывает нечасто) или особенно явное несоответствие (что гораздо чаще) этим законам. Эвристическое использование законов филогенеза практически отсутствует, за вычетом, разве, признания самого факта эволюции, ее дивергентной природы и, с оговорками, необратимости (Сушкин, 1915; Скарлато, Старобогатов, 1974; Павлинов, 2005). Думаю вызвано это тем, что и формулировали эти законы, и относились к ним как к **эмпирическим обобщениям**. При этом забывали, что специфический для палеонтологии *ископаемый материал представляет собой геологическую, а не биологическую реальность*. Палеонтологию часто называют наукой о жизни геологического прошлого Земли, забывая, что ни прошлой жизни, ни самого геологического прошлого актуально не существует. Есть лишь более или менее неполные и трансформированные остатки того и другого, составляющие, соответственно, палеонтологическую и геологическую летописи, по которым эту жизнь, как и само геологическое прошлое, надлежит реконструировать, а не исследовать как эмпирическую данность.

Осознание этого прискорбного обстоятельства наводит на мысль о том, что для реконструкции конкретных филогенезов, которые обычно служили «эмпирической» базой для формулирования законов эволюции, необходимо предварительное знание этих законов. Иными словами, в эмпирической постановке проблемы выявления законов филогенеза возникает порочный круг: чтобы узнать эти законы необходимы реконструкции конкретных филогенезов, которые невозможно получить без знания этих законов.

Материал и методика

Ситуация выглядит безнадежной лишь при строго эмпирическом подходе к предмету исследования. Но «наука знает много гитик». Р. Декарт учил, что при всей важности эмпирических методов, наука представляет собой рациональное, умопостижимое занятие. Кроме эмпирического подхода, существует гипотетико-дедуктивный метод (Поп-пер, 1983, 2004а, б). Его суть особенно ясно выразил Р. Фейнман (2004). Никого не интересует откуда берется то или иной предположение, важно, чтобы оно находило подтверждение, позволяло предсказывать будущие события и реконструировать события прошлого. Из более или менее априорных гипотез (допущений) выводятся разнообразные логические следствия, по крайней мере часть которых оказывается проверяемой (Рузавин, 1983, с. 116), если не прямо (эмпирически), так косвенно (на основе реконструкции).

Все самые характерные для жизни феномены связаны с ее развитием, индивидуальным и историческим. Не случайно С.Э. Шноль (1991, с. 189) определял *жизнь* как «*процесс существования объектов биологической эволюции*». Развивая эту мысль, было предложено уточняющее определение: *все и только живые системы обладают взаимосвязанными и взаимообусловленными процессами индивидуального и исторического развития* (Раутиан, 1993). Для организмов это будут онто- и филогенез. Для исторически сложившихся многовидовых сообществ соответственно-

онтоценогенез (Васильев, 1946), или эндоэкогенез (эндогенная экогенетическая сукцессия: Разумовский, 1999; Жерихин, 2003) и филоценогенез (Сукачев, 1942). Для обеих форм индивидуального развития характерен обобщенный принцип эквифинальности, объединяющий явления эквифинальности в онтогенезе (Дриш, 1915; Светлов, 1979; Шишкин, 1988; Белоусов, 2005) и конвергенции в биоценозах (Clements, Shelford, 1939; Clements, 1949, 1963; Жерихин, 2003). Для обеих форм исторического развития принцип эквифинальности заменяется принципом параллельной эволюции, соответственно, организмов (Scott, 1896, 1962; Татаринов, 1976, 1985, 1987а, б) и биоценозов (Жерихин, 2003).

Основная часть статьи представляет собой опыт создания начал общей естественнонаучной теории развития, выведения из нее самых общих свойств всякого развития и границ их применимости с последующим сравнением с некоторыми из самых важнейших по общему мнению закономерностей филогенеза, сформулированных на палеонтологическом материале. Это вторая попытка такого подхода. Первая была предпринята 18 лет назад (Раутиан, 1988).

Обсуждение полученных результатов

Развитие — процесс, сопровождающийся новообразованием и преемственностью в ряду сменяющих друг друга состояний субъекта развития.

Преемственность — мера причинной зависимости (неслучайности) последующих состояний субъекта развития от предыдущих. Она связывает те и другие в единый целостный процесс развития (Юдин, 1983), придавая ему свойство гомеорезиса - определенной упорядоченности, канализованности, направленности и устойчивости (по терминологии К.Х. Уоддингтона, 1944, 1964, 1970).

Всякое развитие направлено, по крайней мере, по причине ограничений, накладываемых преемственностью на пространство потенциальных возможностей его осуществления, преемственности. Закон ортогенеза отражает необходимое свойство всякого развития, в том числе и филогенеза (Шмальгаузен, 1968, 1969, 1982, 1983; Мейен, 1975; Попов, 2005).

Новизна — мера причинной независимости неопределенности (если угодно, «степени случайности» связи) последующих состояний субъекта развития по отношению к предыдущим. Она обуславливает: 1) саму возможность последовательной смены [снятия (нем. *Aufheben*), по выражению Г.В.Ф.Гегеля, 1974—1977] предыдущих состояний последующими; 2) отсутствие строго детерминизма — однозначного предопределения будущего прошлым (Николис, Пригожий, 1979, 2003; Эйген, Винклер, 1979; Эбелинг и др., 2001; Пригожин, 2002; Гленсдорф, Пригожий, 2003; Пригожий, Стенгерс, 2003; Эбелинг, 2004)

Преемственность и новизна логически альтернативные, но при этом строго дополнительные понятия. Каждая из них неявно (имплицитно) предполагает противоположное. Преемственность предполагает обновление. В противном случае субъект развития останется неизменным. В этом случае принято говорить о *сохранении*, состояния, а не «абсолютной преемственности». Новизна предполагает преемственность. Если вновь возникшее ни с чем преемственно не связано в прошлом, то это означает: 1)

что оно возникло из ничего (Аристотель, 1981), что противоречит, с одной стороны, законам сохранения, по крайней мере, закону сохранения массы-энергии (Оствальд, 1903; Том-сон, 1970; Шмутцер, 1974; Вигнер, 2002; Фейнман, 2004) и, с другой — наличию массово-энергетического субстрата (носителя) для любого информационно-структурного объекта (Ляпунов, 1980); 2) остается неясным что, собственно, было обновлено, в чем, каком именно объекте возникло новообразование. Преемственно не связанные объекты могут отличаться, но вряд ли грамотно называть это отличие новизной. Наконец, 3) оценить новизну «абсолютно нового», ни с чем преемственно не связанного в прошлом, невозможно ввиду отсутствия объекта для сравнения.

Чем сильнее преемственность, 1) тем слабее каждое последующее состояние будет отличаться от предыдущего; 2) тем более градуальным будет данный процесс развития; 3) тем выше, в соответствие с принципом П. Кюри (1966; Кюри и др., 1968; Шмутцер, 1974; Копчик, 1983, с. 336; Вигнер, 2002), будет симметрия между структурами причин и следствий. Но полной такая симметрия может быть лишь в случае неизменности, сохранения состояния.

Таким образом, **принцип градуализма** отражает преемственную связь состояний в процессе развития.

Чем больше новизна, 1) тем менее однозначна и жестка связь каждого предыдущего состояния с последующим, 2) тем более прерывистым (дискретным, нелинейным) может быть данный процесс развития, 3) тем более разнообразен (неоднозначен, если угодно «случаен») выбор структур альтернативных (несовместимых) следствий при данной структуре причин. Но одновременно рост новизны 4) понижает преемственность и увеличивает риск ее прерывания, а следовательно, 5) риск прерывания данного процесса развития и разрушения (гибели) субъекта его осуществления.

Таким образом, никакое развитие не может быть абсолютно градуальным и равномерным. Эта закономерность сформулирована в **принципе перемежающегося равновесия** (Гулд, 1987; Татаринев, 1987). Его можно сформулировать так:

1. *На низшей уровне филогенез складывается из длительных периодов стабилизации адаптивных норм (в понимании И.И. Шмальгаузена, 1940, 1968) популяции или вида и кратких периодов их дестабилизации и смены (Раутиан, 1988; Шишкин, 1988);*

2. *На более высоком уровне филогенез складывается из длительных направленных и относительно устойчивых трендов прогрессивной специализации (по терминологии Ш. Депере, 1921) и кратких периодов дестабилизации, сопровождающих смену направления прогрессивной специализации.*

Смена состояний в процессе прогрессивной специализации осуществляется в порядке смены адаптивных норм, а для смены направления специализации необходима более глубокая дестабилизация, чем для смены адаптивной нормы в пределах установившегося тренда прогрессивной специализации.

В соответствии с **принципом П. Кюри**, новизна вызывает *диссимметризацию структуры причин по отношению к структурам возможных альтернативных следствий*. Чем сильнее диссимметризация, тем слабее преемственная связь между причиной и следствием. В пределе преемственная, а следовательно и причинная, связь состояний окажется прерванной. Вместе с ней, по определению, прекратит свое существование данный процесс развития и субъект его осуществления.

Собственное (внутреннее) время, вслед за С.В. Мейеном (1983, 1984), можно определить как *последовательность сменяющих друг друга состояний субъекта развития*. Иными словами, наличие собственного внутреннего времени данного объекта есть эпифеномен его развития.

Субъектами всех процессов развития в Природе являются структуры. *Структура — это внутреннее строение, определенная более или менее устойчивая закономерная пространственно-временная организация (Березин, Крестов, 1999) элементов (аспектов и/ или частей) объекта-системы (Урманцев, 1988а,б) обеспечивающая его целостность и себестождественность, несмотря на смену состояний, провоцируемую определенными внешними воздействиями и/или внутренними возмущениями (Кондаков, 1975, с. 572; Советский..., 1980, с. 1291; Философский., 1983, с. 657), называемыми малыми*. Сильными называют воздействия или возмущения, вызывающие прерывание преемственности, разрушение и гибель структуры, по крайней мере, в прежнем ее понимании.

Структуры устойчивы и поэтому лишены фундаментальных законов сохранения. Устойчивость, подобно преемственности и новизне, неявно предполагает свою противоположность — возможность разрушения (несохранения). То, что не подлежит уничтожению принято называть не «абсолютно устойчивым», а сохраняющимся, подчиняющимся закону сохранения. С другой стороны, *вновь, очевидно, может возникать только то, что не сохраняется в силу закона*. Поэтому *структуры могут быть: 1) акцепторами (восприемниками) новообразований в меру отсутствия законов сохранения и одновременно 2) материальными носителями памяти в меру устойчивости*.

Устойчивость — атрибут структуры — можно определить как *способность системы пассивно сохранять (жесткость системы, или статическая устойчивость) и/или активно восстанавливать (динамическая, или регуляторная устойчивость) свои существенные параметры в случае малых (не слишком сильных) нарушений*. Иными словами, это способность противостоять малым внешним воздействиям и/или внутренним возмущениям, *нарушающим (но не разрушающим): 1) структуру системы, и/или 2) установившийся режим ее работы (функционирования), и/или 3) отклоняющим траекторию ее движения и/или развития от ранее избранной (заданной)*. Устойчивость придает структурам развивающихся систем свойства преемственности, динамичности, направленности, постепенности (градуальности) и порогового реагирования (перемежающегося равновесия).

Динамическими называют системы, *не способные к мгновенной смене одного состояния другим, а совершающие это в результате того или иного переходного процесса* (Лернер, 1967). Наличие более или менее постепенного переходного процесса (динамичность) придает

развивающейся системе свойство инерции и известной градуальности преобразований.

Инерция в общем случае понимается как *отставание* (запаздывание) *следствия от вызывающей (производящей) его причины*. В биологии особенно важен **гистерезис** — *особый случай инерции, при котором величина запаздывания следствия практически не зависит* (точнее, этой зависимостью можно пренебречь) *от скорости процесса*. Системы с гистерезисом наделены памятью (Красносельский, Покровский, 1983; Физический..., 1983, с. 127-129), которая обеспечивает долгосрочную преемственность состояний субъекта развития.

Подобие явлений памяти и наследственности, обучения и адаптивной эволюции первым продемонстрировал А. Хайатт (Huxatt, 1894, 1897) в своей теории мнимогенезиса.

Запаздывание следствия от вызывающей его причины в общем случае является необходимым условием действия принципа причинности (Киржниц, 1983, с. 587). Последовательная смена состояний динамической системы (например, смена адаптивных норм) в результате переходного процесса, обусловленная инерционностью, с необходимостью наделяют ее **собственным внутренним временем**. Иными словами, *все и только динамические системы подчиняются принципу причинности, а инерционность и наличие собственного внутреннего времени являются ее атрибутами*.

Таким образом, Л.Г.Ф. Додерлайн, автор инерционной трактовки филогенеза (Doderlein, 1888), и его последователи (Semper, 1912; Соболев, 1924; Abel, 1928a,б, 1929; Ehrenberg, 1932) были в принципе правы (хотя, безусловно, не все их высказывания на эту тему представляются одинаково удачными; Давиташвили, 1948). «**Додерлайновский закон инерции**» — «das Doderleinische Tragheitsgesertz», как его назвал Э. Штремер (Stromer, 1912, S. 304), представляет собой простую констатацию того факта, что *процесс филогенеза может быть реконструирован лишь постольку, поскольку его предшествующие (более древние) стадии развития преемственно (а, следовательно, инерционно и причинно) связаны с последующими (более поздними)*.

О.Абель (Abel, 1928a,б, 1929) довел эти представления до уровня широкого общебиологического обобщения под названием «закона инерции органического развития», или «биологического закона инерции». Его можно назвать законом Додерлайна-Абеля. Этот закон оказывается логическим следствием *инерционной интерпретации наследственности*, (частного случая преемственности), независимо предложенной К.В. фон Нэгели (1866; von Nageli, 1884) и К.А. Тимирязевым (1939a,б). Оба эти важнейшие и в принципе правильные обобщения (иное, как мы видели, противоречило бы принципу причинности) в наше время практически забыты (Давиташвили, 1948). Ниже даны важнейшие частные проявления биологического закона инерции, которые в принципе были ясны уже Абелью:

1. Закон необратимости эволюции, или закон Л. Долло (Dollo, 1893; Долло, 1974), прежде всего в форме *филогенетического обновления в условиях неуничтожимости всего прошлого*, по выражению Долло (Dollo, 1905), по крайней мере на любых конечных интервалах геологического времени

(Раутиан, 1988). В переводе на язык закона Кюри это сочетание означает непереносимое нарушение симметрии между структурами причин и следствий, а, следовательно, необратимость. Иное возможно только в случае лапла-совского детерминизма («дайте мне координаты и импульсы всех частиц во Вселенной и я реконструирую ее прошлое и предскажу будущее на вечные времена»), когда прошлое однозначно предопределяет будущее, а причину и следствие можно поменять местами.

2. *Закон ортогенеза* (закон В. Гааке —Т.Г.Г. Эймера; Eimer, 1897, Гааке, 1900): *инерционная устойчивость трендов* однажды избранного направления *филогенетического развития* (Lull, 1936).

Другой аспект направленности филогенеза Ш. Депере назвал «*законом прогрессивной специализации*» (Deperet, 1907; Депере, 1921). Тренды филогенетического развития устойчивы и направлены, но не абсолютно (как это должно быть в случае устойчивости). Поэтому они не исключают дивергенции. Закон Депере лишь указывает на то, что чем более радикальной (менее инерционной) является смена направления прогрессивной специализации, тем реже она встречается в процессе филогенеза. Последнее, очевидно, обусловлено тем, что каждый крутой поворот в ходе филогенеза требует более глубокой дестабилизации структуры субъекта развития и забвения (потери) внушительной части адаптивного опыта, приобретенного в восходящем ряду поколений предков. Иными словами, инерционное продолжение филогенеза в ранее избранном направлении всегда менее «вымираниеопасный» путь развития, чем смена этого направления. В пределе закон Депере говорит о преимуществе персистенции (сохранения) перед любыми сменами уже достигнутого в ходе филогенеза состояния.

Естественно возникает вопрос: почему же в таком случае эволюция так широко распространена в органическом мире? Ответом на него служит *закон «черной королевы»*. Л. Ван Валена (Van Valen, 1976a,b, 1977): «чтобы стоять на месте надо быстро бежать». Этому афоризму из «Алисы в стране чудес» Л. Кэрролла в нашем Отечестве соответствует пословица: «кто не успел, тот опоздал». В самом деле, *необходимость постоянного совершенствования своих адаптации даже для сохранения достигнутого уровня приспособленности вызвана прежде всего аналогичными процессами в филогенезе партнеров по общей арене жизни, обживанию общей среды обитания общей для них экосистемой* (Расницын, 2005). Это, безусловно, не означает, что в природе нет таких уголков, где можно было бы «почивать на лаврах». Об этом свидетельствуют в общем не такие уж редкие примеры персистирования и «живых ископаемых». Такие крайние формы филогенетической инерции Дж.Г. Симпсон назвал брадителией (Симпсон, 1948; Simpson, 1953). Персистирующие формы известны в любые эпохи геологической истории жизни, а «живые ископаемые» известны, начиная с любой геологической эпохи. Такие «живые ископаемые» — бактерии — открывают собой палеонтологическую летопись. Это свидетельствует о том, что *потенциальная регуляторная устойчивость организмов в историческом развитии* (по выражению И.И. Шмальгаузена, 1968-1983), включая механизм стабилизирующего отбора в качестве последней инстанции (Мейен, 1975; Берг, 1977; Любищев, 1982), *так высока, что они способны сохранять свои существенные свойства в очень узких пределах на протяжении любых палеонтологически доступных отрезках геологического времени.*

Следовательно, *эволюция происходит не по причине недостаточной устойчивости - «дрейфа»*, по выражению У.Р. Матураны, Ф.Х. Варелы (2001) и Ф.Капры (2003), *структуры организмов во времени* (как это представлял себе, например Л.Ш. Давиташвили, 1948), *а вопреки их устойчивости* (Раутиан, 1993). В.И. Вернадский (1965, 1994) учил, что *развитие жизни является главной причиной изменения лика Земли*, по выражению Э. Зюсса (Suess, 1912), *в процессе эволюции биосферы*. Поэтому организмы вынуждены постоянно заново осваивать обновленную ими же среду обитания. Иными словами, *эволюция жизни как целого в существенных чертах представляет собой саморазвивающийся и самонастраивающийся процесс*. Не удивительно, что при этом среди множества разнообразных организмов всегда находятся такие, которые на протяжении длительных (даже по геологическим меркам) интервалов времени находят местообитания (точнее экологические ниши и адаптивные зоны), мало изменившиеся со времени их формирования в процессе филогенеза данной группы организмов.

Тем не менее, многие персистирующие группы и «живые ископаемые», по крайней мере среди эвкариот, несут несомненные черты биологического регресса (по терминологии А.Н. Северцова, 1939, 1967): невысокое таксономическое разнообразие, разорванные ареалы, узкие реализованные экологические ниши и адаптивные зоны. Все это, как правило, наблюдается в сочетании с чертами *сверхспециализации*, т.е. высокой обремененности *инадаптивным грузом*, ограничивающим перспективы дальнейшей эволюции в одном, нескольких или любых направлениях. Распространенность явлений как инадаптивной (Ковалевский, 1956, 1960), так и прогрессивной специализации несомненно свидетельствуют о том, что уйти от «преследования» «черной королевы» Л. Ван Валена удается не так часто.

3. Персистирование, впервые отмеченное Т.Г. Гексли (1927), также должно быть указано в ряду инерционных эффектов филогенеза.

4. Параллельная эволюция (правило У.Б. Скотта: Scott, 1896, 1962) *направлений прогрессивной специализации близкородственных, (происходящих от общих предков) групп организмов*, как правило являющихся продуктом одной фазы адаптивной радиации (Osborn, 1902a,b, 1912, 1929, 1934; Северцов, 1945; Шмальгаузен, 1947, 1968, 1969, 1983). Параллельная эволюция сопровождается возникновением обычно множественных вторичных гомологий — *гомоплазий*, по терминологии Э. Рэй Ланкэстера (Ray Lancaster, 1870; Дарвин, 1939), отсутствовавших у общих предков и унаследованных от них лишь косвенно. Тенденцию параллельного и (в этом, но только в этом смысле) независимого приобретения вторичных гомологий как инерционного следствия комплекса первичных гомологий (гомогений по терминологии того же Э. Рэй Ланкэстера), непосредственно унаследованных каждой их родственных филогенетических линий от общих для них предков, Г.Ф. Осборн назвал «предиспозицией». (Osborn, 1897) или *латентной (потенциальной) гомологией*. (Osborn, 1902b). Множественные вторичные гомологии (гомоплазий) образуют систему *гомологических и гетерологических рядов Э.Д. Кона*. (Cope, 1868, 1896), а филогенетический процесс, сопровождающийся их формированием, Осборн назвал аристокенезом., который он справедливо рассматривал как процесс *направленного ограниченного и параллельного творчества* (Osborn, 1934).

Приобретение вторичных гомологии (гомоплазий), особенно множественных, демонстрирует: 1) наличие общей направленности филогенеза в родственных группах организмов и 2) высокую целостность организма [взаимозависимость элементов его структуры: корреляцию, или коннексию по терминологии соответственно Ж. Кювье (1937) и Э. Жоффруа Сент-Илера (1970)] не только в индивидуальном, но и в историческом развитии (по выражению И.И. Шмальгаузена, 1968-1983), т.е. в нисходящем ряду поколений (по выражению Р.Л. Берг, 1993). То и другое выражается в инерции непосредственно унаследованного сходства, отражающейся не только в сохранении гомогений, но и порождении в процессе дальнейшего филогенеза вторичных гомологии (гомоплазий), лишь косвенно унаследованных от общих предков через посредство комплекса негомологичных им структур.

Всякое новообразование возникает постольку, поскольку данная структура причин однозначно не предопределяет структуру вызванного (порожденного) ею следствия. В этом случае данная причина может породить несколько альтернативных следствий (Бун-ге, 1962, 2003). Это позволило Л. Бриллюэну (1960, 1966) утверждать, что всякая новизна *возникает в результате выбора из нескольких альтернатив*. На языке принципа П. Кюри (1966) структура любого следствия нова в меру нарушения ее симметрии по отношению к структуре вызвавшей ее причины. А нарушение симметрии, в свою очередь, заключается в отсутствии однозначной детерминации (предиспозиции, по выражению Осборна) следствия вызвавшей его причиной (Кюри и др., 1968; Копциг, 1983, с. 336). С такими предложениями несомненно согласился бы Дж. Ст. Милль (1914), называвший неоднозначную («неодноследственную») внутреннюю причинную связь *гетеропати-ческой* (таковой будет преемственность), и должен был бы согласиться и Св. Фома Аквинский, если бы допускал неоднозначность причинно-следственных связей.

Творчество — *процесс возникновения (созидания), ассимиляции* (удержания) *и накопления нового* (Завадский, 1973) — представляет собой непосредственную движущую силу («механизм» осуществления) всякого развития (Батюшков, 1901, цит. по: Пономарев, 1973; Бергсон, 2001; Налимов, 2002). Используя представление Л. Бриллюэна о новизне, Г. Кастлеру (1967) удалось дать более операциональное определение творчества для целей моделирования. Оно гласит: *творчество есть процесс запоминания случайного выбора*. Слово «случайный» в данном контексте означает только то, что выбор однозначно не предопределен (однозначная детерминация не оставила бы места для выбора; Зальцберг, 1966; Яглом, Яглом, 1973; Лабас, Крылов, 1983). Такое понимание слова «случайность» (как альтернатива необходимости) предусмотрена в самой полной коллекции смыслов этого слова, собранной Ю.В. Чайковским (1990, 2004). Для тех, кто озабочен неоднозначностью и контекстуальной зависимостью смысла, вкладываемого в слово «случайный», можно предложить более нейтральную и при этом вполне эквивалентную перефразировку: *творчество есть процесс запоминания совершенного выбора с последующим воспроизведением его результатов*.

Запомнить — значит приобрести новое, более или менее устойчивое свойство структуры. Для того, чтобы осуществилась рецепция, по выражению М.В. Волькенштейна (1988; Чернавский, 2004), новообразования, необходимо нарушить устойчивость прежнего состояния.

Чтобы запомнить, необходимо вернуть обновленную структуру в устойчивое состояние. Следовательно, *запоминание есть необратимое (устойчивое) преобразование структуры в результате обратимого понижения ее устойчивости.*

Представление о необходимой пульсации устойчивости в процессе развития является теоретическим основанием необходимости сформулированных на палеонтологическом материале **закона неравномерности развития флор и фаун земного шара** (Толмачев, 1973) и уже упоминавшегося **закона перемежающегося равновесия**. Последний является развитием представлений о «перечеканке форм» (Suess, 1863; Соболев, 1924; Берг, 1977), мутациях В. Ваагена (Waagen, 1869) и ректиградациях Г.Ф. Осборна (Osborn, 1907, 1912, 1929). Аналогом **закона «перемежающегося равновесия»**, но в индивидуальном развитии, является **«теория критических периодов развития в онтогенезе»** (Светлов, 1960, 1979).

Адаптацию в статическом понимании, как достигнутый результат совершившегося развития, можно определить как *ансамбль свойств целого* (обычно организма или иной биологической системы, но иногда употребляется и применительно к сложным, обычно саморегулирующимся и самоорганизующимся устройствам), *обеспечивающих ее устойчивое существование и воспроизведение*, т.е. более или менее длительное сохранение ансамбля существенных параметров этого целого.

В динамическом смысле, адаптацию можно определить как *процесс происхождения (приобретения) адаптации* в первом значении (Палеонтология..., 1994, с. 15). Это может быть исторически (филогенетически) сложившаяся адаптация, получающая свое воплощение (актуализацию) в процессе обратимой функциональной реакции или необратимого морфогенетического процесса в ходе онтогенеза [Шмальгаузен (1968, 1969, 1982) называл эти процессы соответственно аккомодации и адаптивные модификации], или формирующаяся вновь адаптация в результате индивидуального обучения или эволюции (Нуатт, 1894, 1897) на базе исторически сложившейся организации, унаследованной от родителей.

Адаптация, как и любая другая форма устойчивости, имеет естественный пределы. Это лишь один из аспектов закона относительности всякого приспособления, сформулированного Ч. Дарвином (1939). Пределы адаптивного реагирования ограничены порогами устойчивости. Преодоление этих порогов в результате достаточно сильного внешнего воздействия и/или внутреннего возмущения и связанное с этим падение уровня устойчивости носит более или менее скачкообразный характер. В форме принципа порогового реагирования этот закон был сформулирован У.Р. Эшби (2005) в 1956 г. Следовательно, *закон перемежающегося равновесия должен неукоснительно выполняться, по крайней мере, в силу устойчивости каждого из сменяемых в ходе филогенеза состояний.* По этой же причине движущая форма отбора не может преодолеть пределы адаптивного реагирования без дестабилизирующего эффекта, т.е. по крайней мере частичного разрушения прежней адаптивной нормы.

Адаптация есть свойство целого. Вычленение из целого более или менее самостоятельного элемента всегда условно и вызвано операциональными требованиями. *Организмы — самые сложные объекты во Вселенной,*

данные нам в опыте. Поэтому изучать их во всем разнообразии их адаптивных свойств невозможно. Мы так привыкли изучать организм по частям, что нередко ошибочно придаем этому вынужденному эпистемологическому ограничению онтологический статус. Например, из того факта, что существование организма немислимо без необходимого запаса приспособленности, сиречь — устойчивости, мы делаем вывод о необходимой приспособительной ценности каждой его части. При этом забывают, что любое расчленение организма на части более или менее произвольно и допустимо лишь из операциональных соображений. Конечно, в приспособленном организме всегда можно выделить такую часть, которая, как таковая, будет лишена самостоятельной адаптивной ценности. Именно поэтому задача выделения целостного функционального аппарата отнюдь не является тривиальной. Больше того, в разных режимах работы из одних и тех же структурных элементов могут путем самосборки (Уголев, 1985, 1987; Ивашкин и др., 1990) строиться разные функциональные системы (Анохин, 1975, 1978, 1980). С.В. Мейен (1984) неоднократно говорил о необходимости эксплицитной формулировки **принципов адаптивных интерпретаций**. Вот три из них:

1. Все биологические системы существуют вдали от состояния термодинамического равновесия со средой. Поэтому их сколько-нибудь продолжительное существование возможно лишь при наличии необходимого запаса приспособленности.
2. Однако из предыдущего вовсе не следует, что каждый произвольно выделенный элемент биосистемы должен обладать собственной адаптивной ценностью.
3. Никакой реальной биосистеме, а тем более ее части, невозможно дать исчерпывающей адаптивной интерпретации. Это в сущности лишь следствие **хорошо известного запрета на исчерпывающее постижение любой реальности**. В рамках естествознания его можно считать результатом эмпирического обобщения.

Закон адаптивной направленности филогенеза, или закон Ч. Дарвина (1939) и А. Уоллеса (1878, 1898). Выше, рассматривая закон ортогенеза, было сказано, что всякое развитие направленно, по крайней мере по причине преемственности. К нему можно добавить не менее универсальную адаптивную причину. Действительно, все направленные процессы в Природе осуществляются от менее устойчивых состояний к более устойчивым (Шишкин, 1988а, б). Противоположное — движение в сторону меньшей устойчивости, по определению, будет вести к понижению направленности и разрушению структуры субъекта этого движения. Сказанное в сущности есть следствие второго начала термодинамики для замкнутых систем и следствием принципа И.Р. Пригожина для неравновесных диссипативных структур, удаленных от состояния термодинамического равновесия и существующих за счет потребления энергии и вещества из внешних источников. Он гласит: для неравновесных диссипативных структур устойчивыми являются состояния с минимумом производства энтропии (Николис, Пригожий, 1979, 1990; При-гожин, 2002; Пригожий, Кандепуди, 2002; Гленсдорф, Пригожий, 2003; Пригожий, Стенгерс, 2003; Эбелинг, 2004).

Адаптация, как было показано выше, является еще одним универсальным проявлением устойчивости, наряду преемственностью. Поэтому всякий

более или менее направленный и в этом смысле устойчивый тренд филогенеза должен быть непременно направленным (по крайней мере в среднем) в сторону большей приспособленности. В противном случае он непременно будет лишен свойств направленности и преемственности. Известным приближением к последнему случаю будет брадителическая (блуждающая) эволюция в понимании Симпсона (1948; Simpson, 1953).

Структура «боится» новизны. Каждое данное состояние развивающейся системы 1) преемственно связано с предшествующими и последующими постольку, поскольку элементы структуры сменяемого (снимаемого, по Гегелю) состояния сохраняются в структуре сменяющего (снимающего), и в то же время 2) ново постольку, поскольку структура сменяющего состояния изменяется по сравнению со структурой сменяемого.

Как отмечалось выше, любое усиление преемственности снижает (по крайней мере, среднюю) новизну производимого выбора, а увеличение новизны выбора снижает уровень его преемственности (Зальцберг, 1966; Яглом, Яглом, 1973). *Сростом количества однократно или кратковременно получаемой новизны, связанной с более или менее радикальным преобразованием структуры (резкой сменой адаптивной нормы или направления прогрессивной специализации) развивающейся системы, растет вероятность необратимой потери устойчивости, нарушения преемственности, утраты определенности свойств и гибели развивающейся системы, а вместе с ней и прекращения свойственного ей процесса развития. Иными словами, большие порции новизны структура может получать «в рассрочку, но не оптом»* (Волькенштейн, 1988).

Запрет на большие порции кратковременно получаемой новизны справедлив для любых систем. *Но чем выше врожден организации системы, чем дальше от состояния термодинамического равновесия с внешней средой она находится, чем более мощные механизмы поддержания устойчивости (адаптации) необходимы для ее существования, тем более вероятно, при прочих равных условиях, что даже не очень большая порция новизны вызовет необратимую утрату ее устойчивости.* Именно отсюда, в частности, вытекают те общеизвестные адаптивные преимущества, которыми обладают бактерии в сравнении с человеком.

Запрет на большие порции кратковременно получаемой новизны является теоретическим основанием принципа постепенности (градуальности) индивидуального и исторического развития (Дарвин, 1939; Ламарк, 1955) и качественно ограничивает масштабы допустимого *макрогенеза*, в частности пульсации устойчивости, предписываемой *законам «перемежающегося равновесия»*. Иными словами, *принцип градуализма является внешним выражением преемственной связи между постепенно изменяющимися состояниями процесса развития.* Принцип же порогового реагирования и вытекающий из него закон «перемежающегося равновесия», в свою очередь, являются косвенным свидетельством устойчивости каждого из сменяемых в ходе развития состояний, что, понятно, является необходимым условием как самого их существования, так и преемственности между состояниями, сменяемыми в ходе развития.

О важности принципа градуализма косвенно свидетельствует и тот факт, что он является необходимым элементом **принципа актуализма** (Ляйелл, 1866; Гулд, 1986), который, в свою очередь, оказывается необходимой презумпцией (в понимании А.П. Расницына, 2005) любой исторической

реконструкцией (Палеонтология..., 1994, с. 19-20,380). Противоположное допущение делает историческую реконструкцию невозможной.

На первый взгляд представляется, что принцип градуализма постоянно нарушается. Достаточно, например, вспомнить о метаморфозе (особенно некробиотическом; Токин, 1987) и наличии критических периодов развития в онтогенезе (Светлов, 1960, 1979). Дальше часто следует такое рассуждение (Рэфф, Кофман, 1986; Гильберт, 1995): если в индивидуальном развитии возможны такие резкие скачкообразные изменения, то что же следует ожидать от развития исторического?...

Индивидуальное развитие является продуктом развития исторического (Иванов, 1937; Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1968-1983). Насколько можно судить, по имеющимся филогенетическим реконструкциям, *чем резче фенотипический эффект макромутации, тем реже она используется в процессах филогенеза* (Osborn, 1912, 1917, 1934; Шишкин, 1988; Берг, 1993). Все резкие изменения в ходе нормального онтогенеза имеют длительную историческую (филогенетическую) подготовку. Например, органы имаго насекомых с полным превращением закладываются в виде эмагинальных дисков еще на стадии яйца или (реже) на стадии ранней личинки (Захваткин, 1975). А.Л. Тихомирова (1991), используя в эксперименте аналоги ювенильных гормонов растительного происхождения, вызывала искусственную ретардацию (замедление темпа морфогенеза) ряда органов. При этом появлялись морфологически выраженные промежуточные стадии развития этих органов, которые в ходе нормального морфогенеза выглядят как скачкообразные. Наконец, все верифицированные (не голословные) реконструкции происхождения метаморфоза или быстрого исчезновения личиночных приспособлений (афанизии, по терминологии А.Н. Северцова, 1939) при переходе к дефинитивному состоянию предполагают исходно наличие более или менее градуального онтогенеза с последующим сокращением или выпадением промежуточных стадий (акцелерация) и нарастания степени прерывистости преобразования в процессе филогенетической рационализации онтогенетической реализации признаков (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1968-1982; Захваткин, 1975). В результате можно сделать два вывода:

1. *В процессе онтогенеза допустимы гораздо более резкие скачкообразные преобразования* (в силу их длительной исторической подготовки), чем в филогенезе.
2. *Всякое развитие градуально в меру преемственной связи его состояний и одновременно прерывисто в меру устойчивости каждого состояния, сменяемого в ходе развития.* Оба эти логически альтернативные требования, по определению, равно необходимы: первое для осуществления развития, а второе — для существования каждого из его состояний. Это неожиданное лишь на первый взгляд обобщение естественно назвать **законом прерывистой непрерывности эволюции.**

Именно в силу требования этого закона в форме запрета на получение больших порций новизны кратковременно с необходимостью должен действовать **принцип адаптивного компромисса**, сформулированный А.П. Расницыным (2005). Его можно определить так:

Процесс адаптации, носящий характер прогрессивной оптимизации целого, наталкивается на следующее ограничение: оптимизация любой

развивающейся системы по каждому отдельному параметру осуществляется в ущерб ее оптимальности по всем другим параметрам в меру их взаимной сопряженности с данным. Следовательно, оптимизация любой реальной системы возможна лишь в порядке нахождения компромисса между противоречивыми требованиями оптимизации различных ее параметров и целым.

В самом деле, если два параметра не предъявляют к своему целому хоть в чем-то различные требования, значит эти параметры не различаются, по крайней мере, в рамках данного целого. Если же эти требования различны, то прогрессивная оптимизация каждого из этих параметров рано или поздно обнаружит их противоречивость. По существу принцип адаптивного компромисса является следствием теорем, доказываемых в теории оптимизации (Эшби, 1962, 2005; Новосельцев, 1978, 1989).

Принцип адаптивного компромисса порождает множество важных следствий. Самые общие из них кратко рассмотрены ниже:

1. Запрет на развитие «абсолютно целого» (Кьюье, 1937). В таком целом можно изменить, либо сразу все, либо ничего. Как писал Кьюье, достаточно в организме изменить даже самую малую деталь, как гармония (приспособленность) целого будет утрачена. В качестве предельного такое утверждение оказывается справедливым. В реальности Кьюье несколько переоценивал уровень гармоничности организма и недооценивал его внутренней противоречивости. Не случайно закон относительности всякого приспособления был окончательно сформулирован только Ч. Дарвином (Плате, 1928; Дарвин, 1939; Парамонов, 1945; Берман и др., 1967; Шмальгаузен, 1969).

2. Запрет на большие порции кратковременно получаемой новизны [принцип градуализма Ламарка (1955) и Дарвина (1939)] обсуждался выше.

3. Запрет на изменение хорошо сбалансированной (гармоничной) системы без понижения ее оптимальности (принцип дестабилизации, сформулированный В.В. Жери-хиным в устном докладе; Расницын, 1966). Этот запрет является частным случаем принципа порогового реагирования (Эшби, 1962, 2005), необходимым следствием запрета на развитие «абсолютно целого» и принципа перемежающегося равновесия.

4. Запрет на комплексную параллельную оптимизацию (адаптацию) целого по многим параметрам одновременно (закон прогрессивной специализации Депере, 1921).

В самом деле, одновременная оптимизация многих параметров целого равносильна получению им большой порции новизны кратковременно, а это противоречит требованию преемственности и принципу градуализма. Односторонняя же оптимизация по немногим параметрам, по определению, есть специализация.

Комплексную оптимизацию можно осуществлять лишь путем последовательной (не одновременной) специализации каждый раз немногих (экзосоматических) функциональных систем основного звена развития. При этом главные достижения каждой предыдущей специализации — адаптации общего значения, (по терминологии Шмальгаузена, 1968, 1969, 1983) — должны сохраняться и накапливаться, а не уничтожаться в

ходе осуществления последующих процессов прогрессивной специализации, сменяющих данные.

Комплексная оптимизация целого — важнейший атрибут морфофизиологического прогресса ароморфоза (Северцов, 1939, 1967; Шмальгаузен, 1968, 1969, 1983; Иорданский, 1990, 1994). Поэтому:

4.1. Ароморфозы [в понимании Северцова (1939, 1967) и Шмальгаузена (1968, 1969, 1983) как комплексные филогенетические преобразования хоть и не часто, но регулярно происходят в процессе филогенеза.

4.2. Арогенезов же (в понимании А.Л. Тахтаджяна, 1951, 1966), как специфических форм эволюции, ведущих к ароморфозам, нет и быть не может. Ароморфоз, как и все прочие позитивные филогенетические преобразования, достигается как итог накопления адаптации общего значения в процессе последовательной (не параллельной, не одновременной) смены преемственно связанных процессов прогрессивной специализации.

4.3. Ароморфоз — длительный процесс даже в геологическом масштабе времени. Он сопоставим по продолжительности с временем существования группы (таксона), возникающей в результате его осуществления, как об этом писал Л.П. Татаринов (1976, 1987), а не относительно краткое филогенетическое событие, как это иногда себе представляли (Матвеев, 1967; Иорданский, 1977).

4.5. Ароморфоз — качественное по своим последствиям филогенетическое преобразование, не сопровождающееся качественно специфическими формами эволюции.

5. Закон основного звена развития, сформулированный В.Е. Руженцевым (1953, 1960). Его можно сформулировать так:

5.1. *Непосредственно оптимизируемых* (экзосоматических, по терминологии А.Н. Северцова, 1939) *функциональных систем, составляющих основное звено развития, в пределах каждого данного направления прогрессивной специализации всегда немного.* (Противоположное означало бы получение большой порции новизны краткосрочно).

5.2. *Все прочие, всегда многочисленные* (эндосоматические по Северцову) *функциональные системы развиваются в координационном порядке* (Шмальгаузен, 1939, 1968-1983).

5.3. *Проталлаксы* (по Северцову) — филогенетические преобразования всегда немногих экзосоматических функциональных систем основного звена развития — обеспечивают прогрессивную специализацию (адаптацию) целого в определенном направлении и образуют авангард этого процесса.

5.4. *Дейталлаксы* (по Северцову) — филогенетические преобразования всегда многочисленных эндосоматических функциональных систем обеспечивают поддержание и восстановление целостности (гармонии) организма в условиях направленного и необратимого преобразования экзосоматических функциональных систем основного звена развития.

6. Утрата (или резкое ослабление) адаптивного значения какой-либо функциональной системы ведет к редукции обеспечивающей ее структуры не столько в силу бесконтрольного накопления разрушающих ее мутаций (как это обычно представляют), сколько в силу активного ее разрушения процессами оптимизации других структур и функций целого, сохранивших свое адаптивное значение. Это предложение, представляющее собой **принцип адаптивной редукции** Ч.Р. Дарвина (1939), в редакции И.И.Шмальгаузена (1968-1983) и А.С. Серебровского (1973), также является необходимым следствием закона прогрессивной специализации.

Выводы

1. Даже самые первые качественные шаги по созданию общей естественнонаучной теории развития дают хорошее согласие с законами филогенеза, сформулированными на выборочных примерах палеонтологической летописи.
2. Выявляя границы применимости каждого из законов развития, теория обнаружила, при каких условиях оказываются совместимыми даже противоположные по смыслу законы. Выяснилось, что нет необходимости противопоставлять законы градуализма и перемежающегося равновесия. Каждый из них описывает лишь разные, но равно необходимые и строго дополнительные свойства развития вообще и филогенеза в частности. Оказалось, что запрет на параллельную (одновременную) оптимизацию многих параметров целого можно обойти, если осуществлять комплексную оптимизацию последовательно, а не параллельно.
3. Рассмотренные выше палеонтологические обобщения при правильной их оценке оказались не только надежными качественными законами филогенеза, но одновременно и законами всякого развития вообще. Учитывая распространенность явлений развития в Природе, дальнейшая работа в этом направлении выходит за пределы не только палеонтологических и биологических задач, но представляет интерес для естественных наук, встречающихся в своей исследовательской практике с теми или иными формами развития.

Работа поддержана грантами РФФИ 04-05-64-805; НШ-6228.2006.4.

Литература

- Анохин П.К. 1975. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина. 447 с.
- Анохин П.К. 1978. Философские аспекты теории функциональной системы. Избр. труды. М.: Наука. 400с.
- Анохин П.К. 1980. Узловые вопросы теории функциональной системы. М.: Наука. 197 с.
- Белоусов Л.В. 2005. Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ. Наука. 368 с.
- Бергсон А. 2001. Творческая эволюция. М.: ТЕРРА-Книжный клуб. 384 с.
- Березин Б.Д., Крестов Г.А. 1999. Основные законы химии. М.: Наука, с. 95 с.
- Берг Л.С. 1977. Труды по теории эволюции. 1922-1930. Л.: Наука. 387 с.

- Берг Р.Л. 1993. Генетика и эволюция. Избр. труды. Новосибирск: Наука. 284 с.
- Бриллюэн Л. 1960. Наука и теория информации. М.: Физматгиз. 392 с.
- Бриллюэн Л. 1966. Научная неопределенность и информация. М.: Мир. 271 с.
- Берман З.И., Завадский К.М., Зеликман А.Л. и др. 1967. Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука. 489 с.
- Васильев В.Н. 1946. Закономерности процесса смен растительности // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. II. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 365.
- Вернадский В.И. 1965. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука. 374 с.
- Вернадский В.И. 1994. Живое вещество и биосфера. М.: Наука. 672 с.
- Вигнер Э.П. 2002. Инвариантность и законы сохранения. Этюды о симметрии. М.: Едиториал УРСС. 320 с.
- Волькенштейн М.В. 1988. Биофизика. М.: Наука. 592 с.
- Гааке В. 1900. Происхождение животного мира. СПб: Просвещение. 634 с.
- Гегель Г.В.Ф. 1974, 1975, 1977. Энциклопедия философских наук. М.: Мысль. Т. 1. 452 с.; Т. 2. 695 с.; Т. 3. 471 с.
- Гексли Т.Г. 1927. О причинах явлений в органическом мире. Шесть лекций, читанных рабочим. М.;Л.:ГИЗ. 165с.
- Гленсдорф П., Пригожий И. 2003. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуации. М.: Едиториал УРСС. 280 с.
- Гильберт С. 1993, 1994, 1995. Биология развития. М.: Мир. Т. 1. 228 с. Т. 2. 235 с. Т. 3. 352 с.
- Гулд С.Д. 1986. В защиту концепции прерывистого развития // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир.
- Давиташвили Л.Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.;Л.: Изд-во АН СССР. 1948. 575с.
- Дарвин Ч.Р. 1939. Соч. Т. 3. М.;Л.: Изд-во АН СССР. С. 254-678.
- Депере Ш. 1921. Превращение животного мира. Пг.: Изд. М. и С.Сабашниковых. 271 с.
- Долло Л. 1974. Законы эволюции // Габуня Л.К. Луи Долло (1857-1931). М.: Наука. С. 230-231.
- Дриш Г. 1915. Витализм, его история и система. М.: Наука. 279 С.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научн. изд. КМК. VI+542 с.
- Жоффруа Сент-Илер Э. 1970. Избранные труды. М.: Наука. 706 с.
- Завадский К.М. 1973. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859-1920-е годы). Л.: Наука. 423 с.

- Зальцберг Б. 1966. Что такое информация? // Концепция информации и биологические системы. М.: Мир. С. 13-31.
- Захваткин Ю.А. 1975. Эмбриология насекомых. М.: Высшая школа. 328 с.
- Ивашкин В.Т., Минасян Г. А., Уголев А.М. 1990. Теория функциональных блоков и проблемы клинической медицины. Л.: Наука. 303 с.
- Иорданский Н.Н. 1977. Неравномерность темпов макроэволюции и ключевые ароморфозы // Природа. № 6 (742). С. 36-46.
- Иорданский Н.Н. 1990. Эволюция комплексных адаптации. Челюстной аппарат амфибий и рептилий. М.: Наука. 1990. 310 с.
- Иорданский Н.Н. 1994. Макроэволюция. М.: Наука. 112с.
- Капра Ф. 2003. Паутина жизни. Новое научное понимание живых систем. Киев; М.: София. 336 с.
- Кастлер Г. 1967. Возникновение биологической организации. М.: Мир. 90 с.
- Киржниц Д.А. 1983. Причинности принцип // Физический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 587-588.
- Ковалевский В.О. 1956, 1960. Собрание научных трудов. М.: Изд-во АН СССР. Т. 2. 300 с. Т. 3. 351 с.
- Кондаков Н.И. 1975. Логический словарь-справочник. М.: Наука. 720 с.
- Красносельский М.А., Покровский А.В. 1983. Системы с гистерезисом. М.: Наука. 271 с.
- Кювье Ж. 1937. Рассуждения о переворотах на поверхности Земного шара. М.;Л.: ОГИЗ-Биомед-гиз. 368 с.
- Кюри М., Жолио-Кюри И., Жолио-Кюри Ф. 1968. Мария Кюри. Пьер Кюри. М.: Наука. 176 с.
- Кюри П. 1966. Избранные труды. М.: Наука. 1966. 541 с.
- Лабас Ю.А., Крылов А.М. 1983. Случайный поиск — стратегия жизни // Проблемы анализа биологических систем. М.: Изд-во МГУ. С. 63-78.
- Ламарк Ж.-Б. 1955. Избранные произведения. Т. I. М.: Изд-во АН СССР. 968 с.
- Лернер А.Я. 1967. Начала кибернетики. М.: Наука. 400 с.
- Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. Сб. статей. М.: Наука. 278 с.
- Ляйэлл Ч. 1866. Основные начала геологии или новейшие изменения Земли и ее обитателей. М.: А.И.Глазунов. Т. 1. 399 с. Т. 2. 462 с.
- Ляпунов А. А. 1980. О соотношении понятий материя, энергия и информация. // Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. М.: Наука. С. 320-322.
- Матвеев Б.С. 1967. Значение воззрений А.Н.Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии. // Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. М.: Изд-во МГУ. С. 140-172.

- Матурана У.Р., Варела Ф.Х. 2001. Древо познания. Биологические корни человеческого познания. М.: Прогресс-Традиция. 224 с.
- Медников Б.М. 2005. Избранные труды. М.: Т-во научн. изд. КМК. 452 с.
- Мейен С.В. 1975. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7. М.: Изд-во ВИНТИ. С. 66-117.
- Мейен С.В. 1983. Понятие времени и типология объектов // Диалектика в науке о природе и человеке. М.: Наука. С. 311-317.
- Мейен С.В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии. // Системность и эволюция. М.: Наука. С. 7-32.
- Николис Г., Пригожий И. 1979. Самоорганизация в неравновесных системах. М.: Мир. 512с.
- Николис Г., Пригожий И. 2003. Познание сложного. Введение. М.: Едиториал УРСС. 344 с.
- Новосельцев В.Н. 1978. Теория управления и биосистемы. М.: Наука. 319 с.
- Новосельцев В.Н. 1989. Организм в мире техники. Кибернетический аспект. М.: Наука. Гл. ред. физ.-мат. лит. 240 с.
- Нэгели К. 1866. Происхождение естественно-исторического вида и понятие о нем. М.: Лазаревск. ин-т. 71 с.
- Оствальд В. 1903. Философия природы. СПб.: Брокгауз-Ефрон. 326 с.
- Павлинов И.Я. 2005. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: Т-во научн. изд. КМК. 391 с.
- Палеонтология и палеоэкология. Словарь. 1995. М.: Недра. 494 с.
- Плате Л. 1928. Эволюционная теория. М.;Л.: ГИЗ. 223 с.
- Пономарев Я.А. 1976. Психология творчества. М.: Наука. 303 с.
- Попов И.Ю. 2005. Ортогенез против дарвинизма. СПб.: Изд-во СПбУ. 207 с.
- Поппер К. 1983. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс. 605 с.
- Поппер К.Р. 2004а. Предположения и опровержения. М.: АСТ. 638 с.
- Поппер К.Р. 2004б. Логика научного исследования. М.: Республика. 2004. 447 с.
- Пригожий И. 2002. От существующего к возникающему. М.: УРСС. 288 с.
- Пригожий И., Кандепуди Д. 2002. Современная термодинамика. От тепловых двигателей до дис-сипативных структур. М.: Мир. 461 с.
- Пригожий И., Стенгерс И. 2003. Порядок из хаоса. М.: УРСС. 312с.
- Равикович А.И. 1976. Чарлз Лайель. 1797-1875. М.: Наука. 200 с.
- Расницын А.П. 2005. Избранные труды по эволюционной биологии. М.: Т-во научн. изд. КМК. IV+347 с.

- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 76-118.
- Раутиан А.С. 1993. О природе генотипа и наследственности // Журн. общ. биол. Т. 54. № 2. С. 131-167
- Руженцев В.Е. 1953. Основные вопросы палеозоологической систематики в свете мичуринской биологии // Мат. Палеонтол. совещ. по палеозою. 14-17 мая 1951 г. М.: Изд-во АН СССР. С. 5-36.
- Руженцев В.Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Труды ПИН АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. Т. 83. 231 с.
- Рузавин Г.И. 1983. Гипотетико-дедуктивный метод // Философский энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 116-117.
- Рэфф Р., Кофман Т. 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир. 402 с.
- Светлов П.Г. 1960. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // Вопросы цитологии и общей физиологии. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 263-285.
- Светлов П.Г. 1979. Физиология (механика) развития. Л.: Наука. Т. 1. 279 с. Т. 2. 262 с.
- Северцов А.Н. 1945. Собр. соч. Т. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 530 с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
- Северцов А.Н. 1967. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. М.: Изд-во МГУ. 202 с.
- Серебровский А.С. 1973. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука. 168 с.
- Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во Иностран. лит. 358 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1974. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Теоретические вопросы систематики и филогении животных / Труды ЗИН АН СССР. Л.: Наука. Т. 53. С. 30-46
- Соболев Д.Н. 1924. Начала исторической биогенетики. Симферополь: Госиздат Украины. 205 с.
- Советский энциклопедический словарь. 1980. М.: Сов. энциклоп. 1600 с.
- Спенсер Г. 1870. Основания биологии. Т. 1. СПб: Поляков. 370 с.
- Сукачев В.Н. 1942. Идея развития в фитоценологии // Сов. бот. № 1-3. С. 5-17.
- Сушкин П.П. 1915. Обратим ли процесс эволюции? // Новые идеи в биологии. Сб. 8. Общие вопросы эволюции I. Петроград: Образование. С. 1-39.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.

- Татаринов Л.П. 1985. Палеонтология и теория эволюции. Параллелизмы // Морфологические исследования животных. М.: Наука. С. 229-247.
- Татаринов Л.П. 1987а. Параллелизм и направленность эволюции. // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. 1987. С. 124-143.
- Татаринов Л.П. 1987б. Очерки по теории эволюции. М.: Наука. 251 с.
- Тахтаджян А.Л. 1951. Пути приспособительной эволюции растений // Бот. журн. Т. 36. № 3. С. 231-239.
- Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука. 611с.
- Тимирязев К.А. 1923. Творчество природы и творчество человека // Насущные задачи современного естествознания. М.-Петроград: Книга. С. 211-219.
- Тимирязев К.А. 1939а. Исторический метод в биологии. Десять лекций. // Соч. Т. 6. М.-Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз. С. 9-237.
- Тимирязев К.А. 1939б. Чарлз Дарвин и его учение. В 2-х частях // Соч. Т. 7. М.: ОГИЗ-Сельхозгиз. 674 с.
- Тихомирова А.Л. 1991. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М.: Наука. 168 с.
- Толмачев А.И. 1973. Закон неравномерности развития флор и фаун Земного шара и его значение для анализа палеонтологических данных // 3 Науч. сессия сектора палеобиологии 24-27 сентября 1956 г. План работы и тезисы докладов. Тбилиси: Изд-во АН Груз. ССР. С. 14—20.
- Томсон Д. 1970. Дух науки. М.: Знание. 175 с.
- Уголев А.М. 1985. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука. 544 с.
- Уголев А.М. 1987. Естественные технологии биологических систем. Л.: Наука. 317с.
- Уоддингтон К.Х. 1944. Канализация развития и наследование приобретенных признаков // Успехи совр. биол. Т. 18. Вып. 3. С. 393-396.
- Уоддингтон К.Х. 1964. Морфогенез и генетика. М.: Мир. 206 с.
- Уоддингтон К.Х. 1970. Основные биологические концепции. // На пути к теоретической биологии. 1. Пролегомены. М.: Мир. С. 11-38.
- Уоллес А.Р. 1898. Дарвинизм. Изложение теории естественного отбора и некоторых из ее приложений. М.: Т-во Сытина. XXXVIII+753 с.
- Уоллес А.Р. 1878. Естественный подбор. СПб: Сушинский. XVI+487+V с.
- Фейнман Р. 2004. Характер физических законов. М.: ИЦ ЭНАС. 176 с.
- Физический энциклопедический словарь. 1983. М.: Сов. энциклоп. 928 с.
- Философский энциклопедический словарь. 1983. М.: Сов. энциклоп. 840 с.
- Чайковский Ю.В. 1990. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука. 272 с.

- Чайковский Ю.В. 2004. О природе случайности. М.: Изд. Центра системных исследований; Ин-т истории естествозн. и техники РАН. 278 с.
- Чернавский Д.С. 2004. Синергетика и информация. М.: УРСС. 388 с.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс. // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 142-169.
- Шмальгаузен И.И. 1939. Значение корреляций в эволюции животных. // Памяти А.Н.Северцова. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 175-230.
- Шмальгаузен И.И. 1940. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции. // Журн. общ. биол. Т. 1. № 4. С. 509-525.
- Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.-Л.: Сов. наука. 1947. 540 с.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. М.: Наука. 451 с.
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 493 с.
- Шмальгаузен И.И. 1982. Избранные труды. М.: Наука. 382 с.
- Шмальгаузен И.И. 1983. Избранные труды. М.: Наука. 1983. 360 с.
- Шмутцер Э. 1974. Симметрия и законы сохранения в физике. М.: Мир. 159 с.
- Шноль С.Э. 1991. Жизнь — процесс существования объектов биологической эволюции. // Философский анализ оснований биологии. Природа биологического познания. М.: Наука. С. 189-201.
- Шноль С.Э. 1998. Теория эволюции — основа современной теоретической биологии // Теория эволюции — наука или идеология? Труды XXV Люблинских чтений. М.-Абакан: Центр системных исследований. С. 84-88.
- Шноль С.Э. 2001. Герои, злодеи, конформисты российской науки. М.: КРОН-ПРЕСС. 875 с.
- Эбелинг В. 2004. Образование структур при необратимых процессах. М.; Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика». 256с.
- Эбелинг В., Энгель А., Файстель Р. 2001. Физика процессов эволюции. М.: Эдиториал УРСС. 328 с.
- Эйген М. 1973. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М.: Мир. 216с.
- Эйген М. Винклер Р. 1979. Игра жизни. М.: Наука. 96 с.
- Эшби У.Р. 1962. Конструкция мозга. М.: Иност. лит-ра. 398 с.
- Эшби У.Р. 2005. Введение в кибернетику. М.: URSS; КомКнига. 432 с.
- Юдин Э.Г. 1983. Развитие // Философский энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 561-562.
- Яглом С.М., Яглом И.М. 1973. Вероятность и информация. М.: Наука. 511 с.

- Abel O. 1928a. Das biologische Tragheitgesetz // Palaontol. Zeitschr. Bd. 9. S. 7-17.
- Abel O. 1928b. Das biologische Tragheitgesetz // Biol. general. Bd. 4. S. 1-102.
- Abel O. 1929. Palaeobiologie und Stammesgeschichte. Jena: G.Fischer 424 S.
- Clements F.E. 1949. Dynamics of vegetation. New-York: Hafner. 296 p.
- Clements F.E. 1963. Plant succession and indicators. New York; London: Hafner. XVI+453 p.
- Clements F.E., Shelford V.E. 1939. Bio-ecology. N.Y.: Wiley & sons; L.: Chapman & Hall. 425 p.
- Cope E.D. 1868. On the Origin of Genera // Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. V. 20. N 4. P. 242-305.
- Cope E.D. 1896. The primary factors of organic evolution. Chicago: Open Court Publ. Co. 1896. XVI+547 p.
- Deperet Ch. 1907. Les transformations du monde animal. Paris. 360 p.
- Doderlein L. 1888. Phylogenetische Beobachtungen // Biol. Centralbl. Bd. 7. S. 394-402.
- Dollo L. 1893. Les lois de l'evolution // Bull. Soc. Beige Geol., Paleontol. et hydrogeol. T. 7. P. 164-166.
- Dollo L. 1905. Les Dinosauriens adaptes a la vie quadrupede secondaire // Bull. soc. Beige Geol. Paleontol. et hydrol. T. 19. P. 441-48.
- Ehrenberg Z. 1932. Das biologische Grundgesetz in seiner Beziehung zum biologischen Tragheitgesetz // Biologia generalis. Vol. 8. S. 547-566.
- Eimer T.G.G. 1897. Die Entstehung der Arten auf Grund von verebten erworbenen Eigenschaften nach den Gesetzen Organischen Wachsen. Teil. 2. Leipzig: W.Engelmann. VI+XVI+513 S.
- Hyatt A. 1894. Phylogeny of an aquired characteristic. // Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. 32. No. 143. P. 349-647+XIV.
- Hyatt A. 1897. Cycle in the Life of the individual (ontogeny) and in evolution of its own group (phylog-eny) // Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. Vol. 32. No 10. P. 207-224.
- Lull R.S. 1936. Organic Evolution. N.Y.: MacMillan. 1936. 743 p.
- Naegeli von C. 1884. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. Munchen; Leipzig: Oldenbourg. XI+552 S.
- Osborn H.F. 1902a. The Law of Adaptive radiation // Amer. Nat. Vol. 34. No. 425. P. 353-363.
- Osborn H.F. 1902b. Homoplasy as a Law of Latent or Potential Homology. // Amer. Nat. Vol. 36. No.424. P. 259-271.
- Osborn H.F. 1912. The Continuous Origin of Certain Unit Characters as Observed by a Paleontologist /Harvey Lectures. Ser. 1911-1912. Philadelphia: Press of J.B.Lippincott Company. P. 153-204.

- Osborn H.F. 1929. The Titanotheres of Ancient Wyoming, Dakota, and Nebraska/U.S. Geol. Surv. Mon. 55. Vol. 1. 953 p.; Vol. 2. 236 p.
- Osborn H.F. 1934. Aristogenesis, the Creative Principle in the Origin of Species // Amer. Naturalist. Vol. 68. No. 716. P. 193-235.
- Plate L. 1908. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch der Darwinismus. Leipzig: Engelmann. VIII+493 S.
- Ray Lankaster E. 1870. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreement // Ann. Mag. Nat. Hist. 5th Ser. Vol. 6. P. 34-43.
- Rensch B. 1954. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart: Enke. XII+436 S.
- Scott W.B. 1896. Paleontology as a morphological discipline. // Lecture Mar. Biol. Wood's Holl. Summer Session. P. 43-51.
- Scott W.B. 1962. A History of land Mammals in the Western Hemisphere. N. Y.: Hafner Publ. Co. 786 p.
- Semper M. 1912. Ueber Artenbildung durch pseudospontane Evolution // Centralbl. Mineral., Geol. 1912. S. 140-149.
- Simpson G.G. 1953. The major features of evolution. New York: Columbia Univ. XX+434 p.
- Stromer von Reichenbach E. 1912. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 2. Wirbeltiere. Leipzig, Berlin: Teubner. IX+325 S.
- Suess Ed. 1912. La Face de la Terre. T. I. Paris: Lib. A. Colin. 835 p.
- Van Valen L. 1976a. Energy and Evolution // Evol. Theory. No. 1. P. 179-229.
- Van Valen L. 1976b. The Red Queen lives // Nature. Vol. 260. No. 5552. P. 575.
- Van Valen L. 1977. The Red Queen // Amer. Nat. Vol. 111. No. 980. P. 809-810.
- Waagen von W. 1869. Die Formebreiche des Ammonites subradiatus // Palaeontol. Beitr. Benecke. Bd. U.S. 179-259.