



## МЕЖЖЕРІН

**Сергій Віталійович** — доктор біологічних наук, професор, завідувач відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України

## КЛЮЧОВІ ПИТАННЯ ЕВОЛЮЦІЇ І СИСТЕМАТИКИ В ЛИСТУВАННІ КОРИФЕЇВ ВІТЧИЗНЯНОЇ БІОЛОГІЇ

**Лист академіка С.М. Гершензона  
до професора О.О. Любищева**

*У статті на основі архівного документа — рукописного листа видатного генетика академіка С.М. Гершензона до свого колеги, відомого теоретика-еволюціоніста професора О.О. Любищева, простежено дискусію між двома визначними постатями. Цей обмін думками є яскравою ілюстрацією шляхів розвитку еволюційної генетики і систематики за останні 50 років і дає змогу порівняти тогочасні прогнози і реальні сучасні досягнення в галузі еволюційної біології.*

**Гершензон Сергій Михайлович** (1906–1998) — видатний представник плеяди вітчизняних генетиків 30-х років минулого століття, молекулярний біолог, зоолог, вірусолог, еволюціоніст. Учень відомого генетика-еволюціоніста С.С. Четверикова, яскравий представник наукової школи М.К. Кольцова. З 1937 по 1948 р. керував відділом генетики в Інституті зоології АН УРСР, де проводив еволюційні та популяційні дослідження. Один із засновників молекулярної біології в Україні, фундатор Інституту молекулярної біології і генетики НАН України. Автор фундаментальних відкриттів у галузі молекулярних основ спадковості (генетичної природи ДНК, зворотної транскрипції) і блискучих робіт з еволюційної біології. Вперше, на прикладі хом'яків-меланістів, довів адаптивний характер генетичного поліморфізму, а порівнюючи накопичення мутацій у двокрилих і перетинчастокрилих комах, дійшов єретичного висновку про те, що рецесивні мутації не є базисом еволюційних перетворень.

**Любищев Олександр Олександрович** (1890–1972) — зоолог-ентомолог, еволюціоніст, філософ, теоретик науки. З 1937 по 1943 р. очолював відділ екології Інституту зоології АН УРСР. Один із найвідоміших бунтарів радянської біології, опозиціонер панівним науковим концепціям того часу. Як ярий антидарвініст, не визнавав пристосувального характеру еволюції і



Сергій  
Михайлович  
Гершензон

реальності природного добору як ключового фактора еволюції. Критикував традиційну класифікацію організмів, засновану на філогенетичній спорідненості, протиставляючи їй системи, побудовані за законами форми або внутрішнього порядку. Характерними рисами О.О. Любищева, які зробили його знаменитим, були незвичність і парадоксальність мислення, поєднання високої наукової ерудиції з філософським підходом. Його особистість настільки вирізнялася серед інших біологів того часу, що відразу після його смерті, в 1974 р. вийшла друком біографічна повість про нього відомого письменника-документаліста Д.О. Граніна «Це дивацьке життя».

Лист С.М. Гершензона, рукописний оригінал якого зберігається в сімейних архівах, був люб'язно переданий для публікації його дочкою З.С. Гершензон. Цей лист — результат осмислення однієї з ключових публікацій О.О. Любищева — статті «Систематика і еволюція», яка стала класикою вітчизняної теоретичної біології. Робота побачила світ обмеженим тиражем, оскільки була видана у збірнику праць всесоюдної конференції «Внутрішньовидова мінливість наземних хребетних тварин і мікроеволюція» (Свердловськ, 1965. С. 45–57). Незважаючи на деяку умоглядність аргументації, стаття містила чіткий критичний

аналіз слабких і суперечливих місць теорії систематики та еволюції.

Лист Гершензона Любищеву, безумовно, має архівну цінність, але передусім він цікавий тим, що на тлі дискусії двох видатних особистостей дає можливість відстежити шляхи розвитку еволюційної генетики і систематики за останні 50 років, порівняти прогнози і реальні досягнення в галузі еволюційної біології.

9.XI.1966 г.

*Дорогой А.А. [Александр Александрович], наконец выбрал время для второго письма Вам, на этот раз в связи с Вашей статьей о систематике и эволюции. Я уже писал в прошлом письме, эта статья произвела на меня глубокое впечатление и помогла разобраться лучше, чем раньше, в ряде важных вопросов. Очень во многом я с Вами согласен, но есть и ряд замечаний и неясностей, которые изложу в том порядке, как они возникали у меня при чтении статьи, а в конце скажу, в чем наши взгляды совпадают.*

*1. Мне представляется слишком категоричным (даже неверным) утверждение (стр. 45), что систематика — идиографическая наука. В систематику все больше проникают математические методы, и едва ли не большинство современных систематиков признает возможность выражения или взаимоотношений систематических групп (по крайней мере, примерно одного ранга). Собственно и Вы это убедительно показываете в своей статье. Лучше было бы сказать, что систематика в прошлом была преимущественно идиографической, а сейчас постепенно в нее проникает номотетика<sup>1</sup>. В меньшей степени это же относится*

<sup>1</sup> Сутність дискусії щодо ідіографічності або номотетичності біологічної систематики легко зрозуміти при спробі дати відповіді на такі запитання:

1. Виникнення видів — це поєднання спонтанних генетичних процесів, що є результатом природного добору в унікальних умовах середовища існування, чи результат генералізованих закономірних подій, безпосередньо не пов'язаних з необхідністю пристосування до певних життєвих ситуацій?

2. Систематика — це наука суто описова чи все ж таки вона піддається чіткому кількісному аналізу,

и к филогенетике, по крайней мере, что касается филогении низших категорий (рас, видов и в некоторых случаях до родов, подсемейств и даже семейств). Это видно, например, в работах, где анализом кариотипов и особенно хромосомных перестроек можно с абсолютной точностью установить, как протекала филогения (скажем, у дрозофил, у *Simuliidae* и т. под.). Здесь принципиальное отличие от восстановления хода филогении по палеонтологическим находкам: там, как Вы справедливо отмечаете, решение всегда более или менее гадательно, в упоминаемых же мною цитогенетических работах оно строго закономерное, единственно возможное (все другие исключаются). А если такой номотетический подход осуществим этим способом, то вероятно могут быть и будут найдены и другие, хотя дело это только начинается<sup>2</sup>.

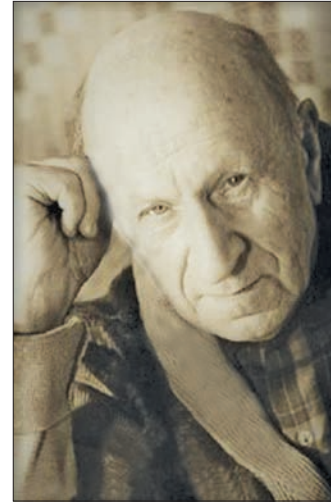
2. Вы правы, что распространение законов Менделя только на плодовые скрещивания разрушает единство принципов деления в систематике (понятие вида у вегетативно или автомиктически размножающихся форм не совпадает с таковым у амфимиктических)<sup>3</sup>. Но

зокрема з використанням стандартних математичних алгоритмів?

3. Класифікація організмів — це особлива вдача особистостей, які мають надзвичайну інтуїцію та унікальне бачення, чи систематиком може бути будь-хто, якщо він уміє кваліфіковано використовувати уніфіковані прийоми і методи?

<sup>2</sup> Цитогенетичні методи таксономії (каріосистематика) — це початковий етап розвитку генетичних підходів до вирішення складних завдань у галузі систематики і філогенії. Революцію в цих напрямках спричинило застосування молекулярно-генетичних підходів, які ґрунтуються на порівняльному аналізі біополімерів у різних видів: визначення складу амінокислот у гомологічних білках з використанням гель-електрофорезу або встановлення послідовностей нуклеотидів у молекулах ДНК за допомогою цілого ряду методичних рішень, особливо полімеразної ланцюгової реакції з подальшим секвенуванням.

<sup>3</sup> Руйнування єдності критеріїв виду в організмів з амфіміксісом чи клоновим способом відтворення виникає виключно в рамках біологічної концепції, в якій критерієм відособленості є репродуктивна ізоляція в природі. З позиції ж еволюційної концепції, коли під видом розуміють сукупність популяцій з



Олександр  
Олександрович  
Любищев

я никак не могу согласиться с Вашим утверждением, что раз действие законов Менделя распространяется только на плодовые скрещивания, это разрушает представление об единстве факторов эволюции на всех ее этапах. Комбинаторика генов ни в коем случае не может рассматриваться как фактор (движущая сила) эволюции<sup>4</sup>. Для эволюции необходимы (а) возникновение наследственных изменений, (б) элиминация изменений, оказавшихся инадаптивными (разные формы «борьбы за существование»), (в) потенциально-геометрическая прогрессия размножения. При наличии этих факторов неизбежен естествен-

єдиним унікальним генофондом, сформованим протягом тривалого періоду еволюції, спосіб відтворення не має значення. Критерій виду в цьому разі суто кількісний — ступінь генетичної диференціації, яка відображає час дивергенції сестринських таксонів.

<sup>4</sup> Значення рекомбінації як фактора еволюції або її прискорювача — це традиційно дискусійне питання. Рекомбінація вже в наступному поколінні руйнує вдалі поєднання генів, даючи можливість «природі відпочити на нащадках геніїв», а це означає, що клонове розмноження повинне мати перевагу над статевим процесом. Слід додати, що повноцінна генетична рекомбінація характерна для багатоклітинних тварин і вищих рослин, еволюція яких, на відміну від клонових організмів (одноклітинних, колоніальних і таломних багатоклітинних), відбувалася без істотних ароморфозів і, як зараз з'ясувалося, відносно повільними темпами.

ный отбор и его результат — эволюция. Они и лишь они одни представляют движущую силу эволюции. При этом в принципе безразлично, возникают ли наследственные изменения только в виде мутаций или к этому прибавляется еще появление новых форм за счет рекомбинации генов при амфимиксисе. Во втором случае темп эволюции может сильно возрасти, но движущие силы остаются теми же самыми, как не меняются они при преобладании той или иной формы элиминации, при наличии того или иного вида изоляции и т.д., что тоже сказывается на темпе эволюции.

3. Дискретность генов также не может приводить к дискретности эволюции (даже микроэволюции), как, скажем, квантовый характер энергии — к прерывистости в расширении газа при нагревании. Ведь любое эволюционное изменение, даже самое малое (образование новой расы, подвида и т. под.) есть результат взаимодействия множества причин, среди которых возникновение новой мутации или комбинации генов — только одна из предпосылок; при этом лишь в редких случаях используется одна единичная мутация или комбинация, обычно нужно их множество и нужно, чтобы она многократно повторно возникала. Поэтому квантовость генезиса наследственных изменений в ходе даже микроэволюции смазывается, стирается. Лишь как исключение возможны такие случаи, как образование новой расы (которая может затем превратиться в новый вид) на основе единичной мутации (например, возникновения амфиполиплоидии у межвидового гибрида растений)<sup>5</sup>. Такие ред-

<sup>5</sup> На той час випадки поліплоїдного стану на основі гібридизації були відомі тільки у рослин. Однак уже наприкінці 1960-х років було встановлено, що у тварин амфіполіплоїдія, як і інші форми алополіплоїдії, — події зовсім не рідкісні, зокрема, саме вони відіграють помітну роль в еволюційному переході тварин від водного середовища до наземного. Зазвичай поліплоїдія масово трапляється у примітивних безхребетних, наприклад дощових черв'яків. Серед риб амфіполіплоїдами є дводішні риби, осетрові, лосося, карасі і короп, поодинокі випадки тетраплоїдії відомі у амфібій. Масовий партогенез унаслідок міжвидової гібридизації та поліплоїдизації в царстві

кие случаи известны и поэтому никто из современных генетиков-дарвинистов не утверждает, что эволюция абсолютно непрерывна. Признается, что она в целом представляет континуум, что не исключает наличия в этом процессе мелких скачков, не меняющих обычный ее характер (не говоря конечно о перерывах континуума, обусловленных вымиранием).

Это три мои главных расхождения с Вами. Теперь о некоторых неясностях, которые у меня остались при чтении Вашей статьи.

Приведенные Вами примеры пояснения естественных, но не генетических систем в кристаллографии и химии убедительно показывают, что такие системы могут иметь не только прагматическое, но и глубоко теоретическое значение<sup>6</sup>, т.е. позволяют глубже познавать природу систематизируемых объектов. Я вполне допускаю в принципе, что такое же значение могут иметь и естественные системы живых существ — но поверьте, сколько я ни думал, ничего конкретного не придумал. Для меня пока что ясна только чисто прагматическая ценность естественных систем организмов, да пожалуй еще эстетическое удовлетворение, которое они могут дать. Ответа на вопрос, в чем может заключаться теоретическое в биологии значение естественной, но не филогене-

тварин — це дійсно рідкість, але, тим не менш, в окремих випадках може охоплювати цілі групи високого рангу. Хрестоматійний приклад — підклас Бделоїдні коловертки, де іншого способу відтворення не існує взагалі.

<sup>6</sup> О.О. Любичев постійно вказує, що система організмів і генеалогія — суть різні речі. Як ілюстрацію можливостей системних побудов він наводив Періодичну систему хімічних елементів або неісторичні класифікації мінералів (геометрична і хімічна). Дуже популярними були його аналогії між біологічним видоутворенням і закономірностями формування сніжинок і морозних візерунків на шибках. «Возьмем, например, снежинки. Они всегда подчинены гексагональной симметрии, но колоссальное разнообразие форм снежинок связывают с различиями температуры и влажности во время их кристаллизации. Решающую роль играют местные причины, обусловившие начало кристаллизации в определенной точке, от которой и растет ледяное растение, разветвляясь в силу каких-то местных причин».

тической системы, я не нашел и в Вашей статье. Буду очень рад, если Вы поделитесь своими мыслями по этому поводу.

Вы говорите (стр. 54) о «достаточной независимости» четырех перечисляемых Вами компонентов эволюционного процесса<sup>7</sup>. Мне, да, по-моему, и большинству современных эволюционистов, всегда казалось аксиомой теснейшее взаимодействие этих компонентов. Свой взгляд по этому вопросу Вы не развиваете и мне не понятно, чем Вы обосновываете свое мнение, столь противоречащее господствующему.

Наконец, третье недоумение, которое у меня возникло — это причина Ваших (опять таки нераскрываемых возражений) против термина «ортоселекция»<sup>8</sup>. По-моему, понятие это возможно для объяснения возникновения параллелизмов и (отчасти) конвергенций при наличии сходных взаимоотношений разных организмов с одинаковой средой. Конечно, одной ортоселекцией направленность эволюции не объяснима; здесь огромную роль играет ограничение формообразования спецификой к каждому моменту данного растения или животного, организации объекта, исторически сложившейся к данному моменту. Но почему Вы ополчились против ортоселекции и считаете ее только уверткой дарвинистов? Аргументов в пользу такого взгляда в Вашей статье нет.

И, в заключение, основные положения Вашей статьи, которые я разделяю:

1. Убеждение, что сейчас, за относительно немногими исключениями, мы не можем быть уверены в правильности филогенетических систем, построенных на основе естественных.

2. Ретикулярный характер филогении низших систем, категорий, а в некоторых случаях и более высших<sup>9</sup>.

3. Возможность полифилетического происхождения некоторых систематических групп, объединенных сейчас по признакам естеств. систематики.

4. Наличие определенных направлений филогенетического развития, то есть того, что Вы называете номогенезом, а генетики-дарвинисты канализацией эволюционного процесса.

5. Необходимость номотезации (математизации) систематики.

6. Ведущее значение математ.-морфологического направления в биологии.

О последнем хочу сказать, что я, хоть последние годы работаю по молекулярной генетике, все же сохраняю верность первой любви — морфологии (Кольцовская школа!). Так, сейчас я занят кристаллографической систематикой внутриядерных вирусных включений (полиэдров) у насекомых и оказывается, что это (помимо эстетического удовольствия) позволяет сделать некоторые весомые выводы о молекулярной структуре вирусных белков и о ... изменчивости вирусов.

Еще раз благодарю Вас за отклик Вашей статьи. Она, безусловно, очень интересна и, как всегда Ваши работы, будит мысли. Думаю, что она сыграет важную роль в развитии биологии. Надеюсь, что Вы продолжите эту работу, развивая в следующих статьях те из соображений, которые в этой только намечены. При этом, пожалуйста, учтите, что возражения Вам, изложенные выше, вероятно, характерны не только для меня, но и для многих других биологов, особенно генетиков, поэтому

<sup>7</sup> Идетесь про такі компоненти еволюційного процесу: тихогенетичний — еволюція на основі випадкових непередбачених мутацій; номогенетичний — наявність специфічних законів розвитку або обмеженості формоутворення; ектогенетичний — роль зовнішніх факторів у еволюції; телогенетичний — значущість активної адаптації.

<sup>8</sup> Ортоселекція — це ситуація тривалої дії природного добору, що веде до спрямованої еволюції в новому середовищі або в такому, що змінилося.

<sup>9</sup> Ретикулярний характер еволюції можна вважати явищем експериментально доведеним, але властивим обмеженому числу еволюційних ситуацій. Класичний випадок сітчастої еволюції — послідовна міжвидова гібридизація, при якій утворюється «сітка» з ди-, три-, тетра- і більше форм, що розмножуються клонально. Кожній з них в принципі можна надати ранг окремого виду, оскільки вони характеризуються унікальними геномними поєднаннями і через клонове відтворення репродуктивно ізольовані одна від одної.

*хорошо было бы, чтобы в следующих статьях Вы на них ответили.*

*Ваш С.М. Гершензон*

У листі С.М. Гершензона чітко визначено три ключові моменти, навколо яких наприкінці ХХ ст. точилися гарячі дискусії і сталися найбільші наукові прориви в галузі еволюції та систематики. Саме дослідження за цими напрямками багато в чому визначили сучасні уявлення про механізми еволюції і погляди на систему органічного світу.

Передусім це дискусія щодо пристосувального або адаптивно нейтрального характеру еволюційних змін. На початку 1960-х років уявлення про провідну роль природного добору настільки домінували в науковому середовищі, що еволюціоністів, які не визнавали адаптивний характер еволюції, сприймали скоріше як маргіналів, ніж як серйозних опонентів. Однак уже наприкінці того самого десятиліття, після відкриття явища генетичного поліморфізму, почало з'являтися дедалі більше наукових робіт, у яких за допомогою математичного моделювання було доведено, що амінокислотні заміщення з огляду на неймовірну їхню кількість, не можуть через величезний генетичний «вантаж» мати пристосувального характеру. Звідси було зроблено висновок, що точкові мутації, які формують різноманітність популяцій і генетичну унікальність особин, у своїй більшості селективно нейтральні. Подальше використання методів молекулярної біології в дослідженнях еволюційних процесів підтвердило величезність масштабів генетичного поліморфізму і на рівні нуклеїнових кислот. Відсутність селективної логіки в еволюції стала очевидною при вивченні механізмів макроеволюції, а також у ситуаціях миттєвого видоутворення. У першому випадку провідну роль стали відводити змінам послідовності ембріональних етапів розвитку, в другому — міжвидовій гібридизації. Оскільки і ті, й інші події мають стрибкоподібний характер, дослідники дійшли висновку, що вони не мають адаптивного підґрунтя. Разом з тим, концепція ортоселекції і досі залишається привабливою

при поясненні еволюційних змін явно вираженої пристосувальної природи до певного типу середовища, наприклад китоподібних — до постійного перебування у воді або рукокрилих — до польоту.

Ще один важливий і досить дискусійний момент: чи повинна бути система живих організмів чітко генеалогічною? Це питання, здавалося б, було вирішено ще в ХІХ ст., коли визначили такі поняття, як штучна і природна системи органічного світу. Проте істина — це річ парадоксальна, і доведення до крайності систематики, що ґрунтується виключно на генетичних зв'язках, встановлених на основі послідовностей ДНК, та спробі визнання абсолютної істинності монофілізму, призвело до нових несподіваних труднощів у класифікуванні організмів. Зокрема, під час ревізії такої величезної поліфілітичної групи, як найпростіші, систематики змушені були вдатися до позарангових категорій, як-от клади і філуми, і відмовитися від зрозумілих морфологічних діагнозів, зберігши як визначальну ознаку ступінь генетичної подібності. З огляду на необхідність чіткого дотримання генеалогічних зв'язків, подібного роду новації можна застосувати практично до всіх величезних таксономічних груп, що виявилось справою неспідоюною. Внаслідок цього в деяких випадках навмисно відмовилися від ідеї чіткої монофілії і зберегли традиційні парафілітичні групи. Прикладом може слугувати взаємозв'язок класів рептилій і птахів. Останні, судячи з генетичних даних, заслуговують лише на ранг ряду класу рептилій, однак їх, як і раніше, згідно з морфологічним діагнозом, розглядають як окремий клас хребетних. Саме з цих міркувань відкидають і багато інших новацій. Так, монофілітичну кладу китопарнокопитні внаслідок нещодавно встановленої генетичної близькості китоподібних і парнокопитних деякі вчені пропонують розглядати як окремий ряд класу ссавців. Однак це не знайшло підтримки через відсутність у представників цих двох рядів спільних діагностичних морфологічних ознак. Це означає, що, незважаючи на масове впровадження генетичних методів і можливостей чіткого визначення ступеня спорідненості,

правила форми (будови тіла) в систематиці зберігають певне значення.

І нарешті, яка все ж наука систематика: ідіографічна чи номотетична? Незважаючи на те, що генералізовані закономірні події в процесах видоутворення й досі залишаються сферою наукових дискусій, можна стверджувати, що сучасна систематика з дисципліни суто описової перетворилася на науку, в якій ефективно використовуються експериментальні методи й успішно застосовуються математичні формули. В останні три-чотири десятиліття з'явилася можливість за результатами аналізу алозимів або нуклеотидних послідовностей проводити чіткі межі між видами, визначати ступінь ге-

нетичної диференціації таксонів і будувати на цій основі адекватні філогенетичні схеми. Це означає, що розв'язувати навіть найзаплутаніші систематичні задачі стало цілком під силу не лише вузьким фахівцям-систематикам, а й навіть генним інженерам, які володіють методами молекулярної біології і мають на озброєнні стандартні статистичні пакети. Втім, перехід від ідіографії до номотетики — це результат розвитку будь-якої науки, яка зароджується завдяки проривам талановитих одинаків, а надалі, з удосконаленням методологічної бази, починає спиратися на величезний загін звичайних ремісників. І систематика в цьому зовсім не є винятком.