

И. Ю. Попов

## СТАРЕНИЕ ВИДОВ – ФАКТ ИЛИ ИЛЛЮЗИЯ?

Санкт-Петербургский государственный университет, геологический факультет, кафедра палеонтологии, 199178 Санкт-Петербург, В. О., 16-я линия, 29; Санкт-Петербургский государственный университет, Биологический научно-исследовательский институт, 198504 Санкт-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе, 2; e-mail: igorioshaporov@mail.ru

**Дан краткий очерк истории проблемы старения видов. Показано, что есть все основания считать это явление реально существующим, охарактеризованы факты, которые об этом свидетельствуют (массовые вымирания, «законы» эволюции). Сформулировано представление о механизме эволюционного процесса, который может привести к «старению» вида: организмы стремятся воспроизвести свои копии, однако они не могут воспроизводить абсолютно точные копии неопределенного долгое время, поэтому вид изменяется в ходе смены поколений его представителей, даже если он уже хорошо приспособлен к окружающей среде. При этом, поскольку организмы варьируют только в определенных направлениях из-за физических и химических ограничений, то и вид изменяется в определенных направлениях, даже если сформировавшиеся направления нерациональны и ведут к вымиранию.**

**Ключевые слова:** старение вида, вымирание, эволюция

Одной из задач геронтологии является борьба со старением представителей вида *Homo sapiens*. А что если стареют не только отдельные особи, но и виды в целом? В таком случае задачи геронтологии стоит существенно расширить: предотвращать, по возможности, не только старение отдельно взятого человека, но и всего нашего вида в целом. «Старение видов» крайне редко обсуждается в современных исследованиях, хотя тема представляется весьма актуальной. А вдруг мы неожиданно выяснем, как динозавры или аммониты?

Вопрос о том, что старение вида может быть таким же предметом научного исследования, как и старение особи, поднимался на страницах журнала «Успехи геронтологии» 10 лет назад А. П. Акифьевым и А. П. Потапенко [1]. На наш взгляд, это было сделано крайне неудачно. В-первых, потому, что авторы явно высказали поддержку «научного креационизма», и, во-вторых, потому, что они почти не привели сведений о «старении видов», ограничившись ссылками на мнение нескольких специалистов, один из которых, кстати, тоже в последнее время явно высказывался в пользу креационизма [20]. Настоящая статья написана с целью изложения фактов и соображений,

которые позволили бы дать научную оценку проблемы. В сложившейся ситуации не лишним будет заявить о том, что само словосочетание «научный креационизм» абсурдно, потому что рассуждения креационистов в корне противоречат процедуре научного исследования, и даже их обсуждение в качестве научных концепций является поощрением.

## История проблемы

На заре эволюционной биологии мнение о том, что виды и группы организмов более высокого таксономического уровня имеют такой же жизненный цикл, как и особи, нередко воспринималось как само собой разумеющееся. Еще в додарвиновскую эпоху оно высказывалось вполне определенно. Так, итальянский палеонтолог Джованни Батиста Брокки (1772–1823) весьма выразительно описывал свое понимание того, как у групп организмов по мере их эволюции ослабевает жизненная сила, затрудняется рост, ограничивается способность размножаться и т. п. Заканчивается развитие группы тем, что рождающиеся новые организмы достигают только эмбриональной стадии, а потом «их покидает начало жизни едва заметной души, и всё умирает вместе с ним» [33]. В те же времена развивались и противоположные идеи. Великий Ламарк утверждал обратное: вымирания вообще не бывает, а если ископаемые животные сильно отличаются от ныне живущих, то значит, они не вымерли, а превратились в других. Настоящее вымирание, по Ламарку, — это очень редкое явление, которое практически полностью на совести человека [18].

Обе точки зрения находили сторонников и противников на протяжении XIX в. Со временем факты и соображения о «старении» видов сделались одним из источников недарвиновских эволюционных концепций, в особенности «концепций направленной эволюции», или «ортогенеза». Их суть заключается в следующем: у организмов есть предрасположенность варьировать в определенном

направлении, которая и обуславливает эволюцию в первую очередь, притом что адаптация не является главным направлением эволюции. Еще в XIX в. возникла терминологическая путаница — ламаркизм, ортогенез, идеи старения видов переплетались. Наиболее известный термин — ортогенез — был введен для обозначения ограничений изменчивости [45], вскоре был популяризирован как характеристика серий рядов превращений, которые можно выстроить среди близких видов [41], а затем нередко использовался и для обозначения старения [44, 58]. Кроме «ортогенеза», старение видов фигурировало в типогенезе, организме и других концепциях направленной эволюции, которых появилось превеликое множество (подробнее см. [23, 24, 52]). Критики прибавили наименований для этих «ересей». Например, ярлык «брок-клизм» (по имени упомянутого итальянского палеонтолога) иногда использовался для обличения его подлинных или мнимых последователей [11, 12]. Будем считать, что понятие «концепции филогеронтии» наиболее точно для обозначения всего того, что касается старения видов\*.

Популярность концепций филогеронтии росла на протяжении 2-й половины XIX в. и достигла максимума в 1-й трети XX в. К этому времени было собрано немало интересных фактов, которые давали основание говорить о «старении» групп организмов. Например, в эволюции нескольких групп мшанок была показана общая тенденция: количество кальция в них увеличивалось, стенки скелета каждой особи колонии становились все толще и толще, пространство для внутренних органов уменьшалось, жизнь мшанок делалась невыносимой, и они вымирали [58]. Как будто бы они сами себе строили могилы, будучи неспособными эволюционировать как-то иначе или не эволюционировать вовсе (рис. 1).

Некоторые ученые увлеклись экстраполяцией подобных фактов. В 1930-е гг. французский исследователь Анри Декюжи написал целую книгу — «Старение живого мира» [38], в которой пытался доказать, что все ныне живущие группы организмов имеют признаки старения и вот-вот вымрут. Киты, брахиоподы, дисковидные рыбы, австралийские аборигены, неполнозубые млекопитающие и так далее — все они оказывались или слишком крупными, или слишком малоизменчивыми, или

слишком плоскими, или архаичными, или вообще слишком странными для нормальных невымирающих организмов. По мнению Декюжи, только человек из-за своего разума может противостоять старению своего вида (если не считать представителей некоторых рас, похожих на неандертальцев). Такой труд может показаться абсурдным, однако возразить ему трудно. Как известно, немало видов вымерло. В таком случае вполне логично предположить, что и современные виды вымрут. Значит, их жизнь в настоящее время можно считать стадией развития в сторону вымирания, то есть старением. Как определить, начали виды стареть или еще не начали? Ответить на этот вопрос трудно, и остается только иронизировать по этому поводу, в чем некоторые эволюционисты преуспели. К примеру, представления авторов филогеронтических концепций сравнивали с высказыванием «пессимиста», читающего список умерших за год: «Куда мир катится, в этом году столько великих людей умерло, и ни одного великого человека не родилось» [47].

В дальнейшем вопрос о филогеронтии продолжал появляться время от времени, причем не только в связи с данными палеонтологии. Существование программ старения в эволюции отчасти подтверждали первые сведения о биохимической эволюции, которые начали поступать, начиная с 1920—1930-х гг. Так, А. В. Благовещенский (1889—1982) провел обширное исследование содержания алкалоидов в растениях и показал, что во многих филогенетических линиях развития, выявленных среди растений, наблюдается постепенный рост концентрации алкалоидов. Создавалось впечатление, что концентрация алкалоидов и других циклических соединений является признаком старения групп. Больше всего циклических соединений встречается у растений с примитивными признаками, как будто бы застывших в своем морфологическом развитии и являющихся остатками некогда процветавших групп. По мнению Благовещенского, в начале эволюционного пути группы растений у ее представителей синтезируются алифатические, богатые энергией вещества, а потом появляется все больше и больше циклических, то есть менее энергоемких. Таким образом, эволюция стремится к наиболее энергетически выгодному состоянию, при этом циклические вещества — это своего рода тупик для реакций обмена, потому что они только накапли-

\* Заметим, что утверждение сходства циклов жизни особи и вида — это еще не всегда непременно утверждение возможности старения вида. Цикл жизни особи может завершиться не старением, а делением. Экстраполяция этого факта на эволюционные события также была проделана. Мысль о делении видов — центральная идея ологенеза — «новой концепции эволюции и географического распространения» итальянского зоолога Даниэле де Розы (1857—1944) [55]. «Ологенез» применительно к явлению человека был весьма основательно проработан французским исследователем Жоржем Монтандоном (1879—1945) [51].

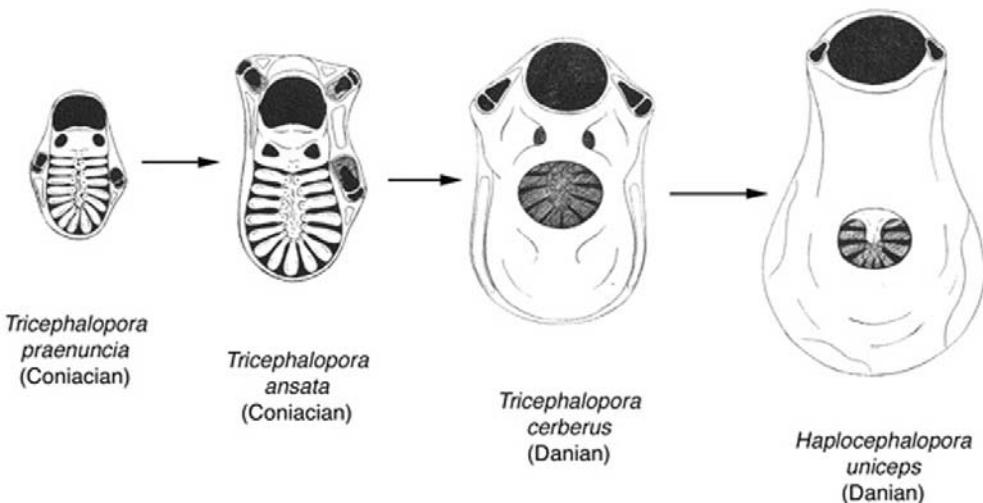


Рис. 1. Эволюция мианок, подсем. *Tricephaloporinae* (Lang, 1922, цит. по [58])

ваются и дальше никак не используются. В связи с этим, и организм, у которого таких веществ много, тоже представляет собой завершение пути эволюционного развития [7, 8].

Указания на «филогеронтию» находили в специфической области зоологии — исследовании фауны пещер («биоспелеологии»). Некоторые пещеры населены причудливыми рыбами, ракообразными и насекомыми, которые имеют ряд характерных особенностей: редукция зрения, бледная окраска, сильное развитие органов осознания и т. д. Бледный и «нездоровий» вид таких существ наводил на мысль о возможности деградации или старения в эволюции. Особенно активно эти представления развивал один из крупнейших французских эволюционистов своего времени — Альбер Вандель (1894–1980). «Не следует искать источники эволюционного учения нигде, кроме самого организма, и не нужно никакого внешнего фактора, среды или селекции» — основной тезис его концепции [60]. Как и организмы, филетические линии появляются, развиваются, достигают расцвета, а потом стареют и умирают. Сам Вандель в ходе своих исследований столкнулся со «старыми и больными» видами, которым ничего не оставалось, как прятаться в темных и сырых местах (пещерах), чтобы их не уничтожили «молодые и здоровые». Вандель занимался ими несколько десятилетий. Говорили, что он знает о пещерных жителях больше, чем кто бы то ни было. Всякий раз, когда шла речь об эволюционной интерпретации полученных фактов, Вандель утверждал, что специфические особенности пещерных жителей только кажутся адаптацией. На самом деле, это все равно, что считать катар, ревматизм и

прочие болезни приспособлениями к преклонному возрасту.

На подобные представления дарвинисты обрушивали потоки обличительных заявлений. «Недопустимая в естествознании фантасмагория» (А. Вейсман, цит. по [12]). «Представление о том, что филогенетические ветви проходят жизненный цикл, начинающийся возникновением и кончающийся смертью вида (или группы), должно быть отвергнуто как явно антинаучное» [11]. «Антропоморфическая и тавтологическая точка зрения» [32]. Более веские «аргументы» найти трудно, но, тем не менее, по мере успехов в пропаганде дарвинизма на протяжении последних 70 лет, концепции филогеронтии отошли в тень. Они вообще не упоминаются в ряде обзоров по проблемам вымирания или в обобщающих работах об эволюции как не заслуживающие внимания (см., напр., [13, 25]). Но в то же время исследования вымирания ведутся очень активно, отчасти из-за ярко выраженной прикладной направленности: вымирание — это показатель изменений фауны и флоры, а значит — характеристика геологических слоев, то есть одна из основ стратиграфии, геологии, поиска полезных ископаемых и т. д. Исследования «биостратиграфических событий» («биособытий») в настоящее время консолидированы грандиозными международными проектами. В изложении их результатов по поводу «филогеронтии» не сказано вообще ничего [42, 43]. Более того, в стратиграфии сильна тенденция игнорировать все биотические причины, которые могли вызвать вымирание. В ряде классификаций возможных причин «биособытий» вообще нет биотических факторов, и тем более филогеронтии [2]. Некоторые авторы

даже высказывают крайне эктогенетическую точку зрения по поводу эволюции: если бы не стимулирующие импульсы среды, то жизнь замерла бы на уровне протобионтов [17]. Все живое уподобляется в этом случае аморфной массе, которая изменяется исключительно из-за воздействий извне. Если бы в исследованиях человека руководствовались аналогичными представлениями, это означало бы, что, если бы среда обитания ребенка не менялась, то он бы не рос, не взрослел, не старел, а существовал бы в состоянии новорожденного неопределенно долго.

Среди современных обзоров, в которых можно было бы ожидать анализ проблем старения видов, стоит упомянуть последнюю книгу Стивена Гулда (1941–2002) «Структура эволюционной теории» — наиболее авторитетный на Западе обобщающий труд об эволюции [44]. Гулд активно развивал «новую» идею «вида-индивидуальности» — сходства жизненного цикла вида и особи, но при этом категорически отрицал возможность «филогеронтии», которую называл «жесткий ортогенез». Он уделил некоторое внимание этой теме только в историческом обзоре, обсуждая труды американского палеонтолога Альфеуса Хайата (Гайэтта) (1838–1902), который много времени посвятил проблеме старения групп организмов. Обратившись к современным проблемам биологии, Гулд решительно заявил, что «жесткому ортогенезу» нет места в современной науке.

Таким образом, в «нормальной», преимущественно англоязычных стран, науке, принято считать, что представления филогеронтии изжиты полностью. Современные исследователи вымирания с большим энтузиазмом ищут «убийц» или «катастрофы», которые вызвали «насильственную смерть» исчезнувших видов, а если это никак сделать не удается, то все списывается на неясность или невозможность выявления всех обстоятельств «дел», имевших место миллионы лет назад. Мало того, сама мысль о старении видов осуждается по политическим и идеологическим мотивам. Так, издание в 1993 г. перевода книги немецкого палеонтолога, сторонника ортогенеза, Отто Хайнриха Шинdevольфа (1896–1971) [57], в которой не мало говорится о «типолизе» — старении и естественном вымирании «типов», вызвало небольшой всплеск обличительных заявлений. С. Конвэй Моррис (1994) в рецензии на эту книгу не жалел грубейших высказываний по адресу не только произведений Шинdevольфа, но и его самого («пародия на то, что наблюдается», «бестолковая книга», «выбросить на помойку истории» и т. п.; цит. по [54]). В употреблении Шинdevольфом понятий

«decadence», «abnormality», «degeneration» старателейный критик усмотрел проявление нацизма. Из-за подобных подозрений филогеронтические рассуждения стали «табу» в некоторых научных кругах. Но надо отметить, что не все отклики на открытие трудов Шинdevольфа для англоязычной аудитории (спустя 30–50 лет после их написания) были столь устрашающими. Так, Г. Реддер сопоставил идеи Шинdevольфа, в том числе и утверждение «типолиза», с современными фактами и пришел к выводу, что все это вполне годится для обсуждения в научном сообществе. Хоть и в неявной форме, идеи филогеронтии проявляются и в «нормальных» современных эволюционных исследованиях. Обычно они завуалированы запутанной терминологией и всевозможными гипотетическими процессами. Нередко говорится о том, что после определенного пути эволюции происходит «сверхспециализация», «децентрализация», «дисгармония» группы (см., напр., [32]), или что в какой-то момент «никакие сальтации не могут вдохнуть новую жизнь в разрушенный видовыми мутациями видовой геном» [14] и т. п. В частных палеонтологических работах мысли о «старении» проявляются еще более явно [12].

При оценке места филогеронтии в современной науке напрашивается сравнение с развитием исследований старения других объектов — клеток и организмов. Еще Гален обратил внимание на запрограммированное отмирание частей организма: у обычных в умеренном климате деревьев живые ветви отбрасывают осенью листья, а неживые, сломанные ветви — не отбрасывают. Позднее выяснилось, что в основании листьев этих деревьев отмирают клетки. Это означает, что клетки могут умирать естественным образом. Явление запрограммированной гибели клеток называют апоптозом — «листопадом» (вслед за Галеном, назвавшим так отмирание листьев). Сравнительно недавно В. П. Скулачевым по аналогии предложено два других термина: митоптоз — запрограммированная гибель митохондрий и феноптоз — гибель целых организмов [26, 27]. Наиболее показательный пример «острого феноптоза» — гибель горбушки (*Oncorhynchus gorbuscha*) после нереста. В этом часто усматривают «биологический смысл»: скопления мертвых горбуш служат удобрением крайне бедных органикой северных рек и тем самым обеспечивают пищей мальков. Иными словами, феноптоз — биологическая программа с определенной функцией, а не результат «поломки» организма от истощения или насилия. В менее явной форме феноптоз прослеживается среди других организ-

мов, в частности среди бактерий. По некоторым данным, бактерии, которые не смогли исправить поломку ДНК, кончают жизнь самоубийством. В. П. Скулачев по этому поводу высказал мнение, что в биологии действует «самурайский закон»: «лучше умереть, чем ошибиться», или, более подробно, «любая достаточно сложная биологическая система (от автономной органеллы вроде митохондрии и выше) располагает механизмом самоликвидации. Она кончает с собой, если становится потенциально опасной для существования системы, занимающей более высокую ступень в иерархии жизни» [27].

Прослеживание действия «самурайских законов» увлекательно и интересно. Но надо заметить, что не всё так просто и «целесообразно». Даже самый «тривиальный» случай горбуши не так очевиден в плане оценки «биологического смысла», как это может показаться. Во-первых, далеко не все популяции горбуши живут в Заполярье, где в водоемах ничтожно мало органики. Они распространены до южной границы умеренной зоны (Корея, Хоккайдо, Калифорния). Избыток органики в южных реках может повредить лососевым, потому что они живут только в чистой, богатой кислородом воде, а для их нереста нужна еще и достаточно высокая чистота определенного грунта. Между тем, на юге ареала горбуши таким же образом кончает с собой, как и на севере. Во-вторых, молодь горбуши практически не питается в реке. Она живет какое-то время за счет желточного мешка (зимой), а потом довольно быстро скатывается в море (весной). В этот момент она по форме и размеру напоминает спичку (длина — около 30 мм, масса — около 200 мг). У большей части мальков во время ската пустые желудки. Даже на юге ареала — в притоках Амура — таких «голодных» особей может обнаружиться 66,3; 80 или 91,7 % от общего числа скатывающихся в море [19]. В редких случаях при определенной конфигурации водоемов, создающей подходящие биотопы, мальки горбуши могут немного задержаться в пресной воде (до июля) и при этом немного подкормиться [53]. Из этих данных можно сделать вывод о том, что молоди не хватает в реке пищи и поэтому она как можно скорее катится в море. Можно, конечно, и иначе интерпретировать эти сведения. Некоторые авторы считают, что мальки горбуши плохо приспособлены к питанию в реке — спектр их питания узок. В желудках обнаруживаются далеко не все возможные объекты [19]. Таким образом, «удобрение» из взрослых горбуш или неэффективно, или же мальки «не умеют» им пользоваться. В-третьих, нерест горбуши

происходит на участках рек с быстрым течением (в основном в верховьях). Любое удобрение в таких условиях быстро вымывается. В-четвертых, атлантические виды лососевых, обитающие в таких же условиях, как и горбуша, — атлантический лосось (*Salmo salar*) и кумжа (*Salmo trutta*), не запрограммированы на гибель после нереста. Они могут размножаться несколько раз. При этом, в отличие от горбушки, их мальки живут в реке не меньше года, питаясь личинками насекомых, мелкими ракообразными и прочими подобными объектами. На Крайнем Севере они могут прожить в реке 3, 4, 5 лет или даже больше, пока не дорастут до размеров, которые для атлантического лосося приемлемы при миграции в море [5]. В таких условиях удобрение из погибших рыб, наверное, было бы более «целесообразно», чем для горбушки. Атлантические лососи действительно могут умереть после нереста, но это часто происходит во время попытки вернуться в море — то есть тогда, когда отнерестившиеся рыбы уходят из верховьев рек, где обычно обитает их молодь. Кроме того, в северной части ареала часть атлантических лососей представляет собой так называемые «озимые формы». Озимые лососи заходят в реки осенью, но не сразу начинают размножаться, а ждут следующей осени, причем абсолютно не питаясь. К моменту нереста они уже пребывают в весьма истощенном «постстаревшем» состоянии. «Биологический смысл» такой жизни определить сложно, и удобрение из таких рыб, наверное, гораздо хуже, чем то, которое получилось бы из тех, которые только вошли в реку из моря. Но, тем не менее, атлантические лососи существуют.

Для иллюстрации «целесообразности» гибели после нереста лучше подошли бы другие виды тихоокеанских лососевых. У кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) молодь скатывается на 2-м, 3-м или 4-м году жизни, у симы (*Oncorhynchus masou*) — обычно на втором, у нерки (*Oncorhynchus nerka*) — на 1-м, 2-м или 3-м, у чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) — на 1-м или на 2-м [6]. (Любопытно, что при этом значительное место в питании их молоди могут занимать мальки горбуши.) Все они кончают с собой так же, как и горбуша, — то есть даже в том случае, если они не сильно истощены дальней миграцией вверх по быстрому течению. Но другие указанные выше «нечелесообразные» обстоятельства подходят к ним в полной мере. И, наконец, для завершения экскурса в биологию лососевых осталось отметить, что среди них есть вид, который в отношении смысла феноптоза аналогичен горбуше, — кета (*Oncorhynchus keta*), и множество

других, рассмотрение которых еще больше осложняет оценку «целесообразности». К примеру, самые «холодноводные» виды — арктические гольцы (*P. Salvelinus*) ведут себя полностью противоположным образом относительно к горбушке: не кончают с собой, чтобы их потомству лучше жилось, а наоборот — живут, сколько могут, и в некоторых случаях занимаются каннибализмом. Есть водоемы, где для крупных гольцов единственным источником пищи являются их младшие родственники.

Таким образом, «острый феноптоз» — это проявление возможного разнообразия вариантов живых организмов, которые могут быть более удачными, менее удачными, а может, и вовсе неудачными, с нашей точки зрения. Но как бы там ни было, «феноптоз» существует, и есть основание рассмотреть старение как одно из его проявлений («медленный феноптоз»). Согласно концепции В. П. Скулачева, старение — это не результат всевозможных «поломок» организма, а биологическая программа, и поэтому нужно понять ее механизмы, чтобы научиться корректировать. Простое устранение последствий «поломок» по мере их выявления в такой ситуации недостаточно. Между тем, подавляющее большинство геронтологов убеждены в обратном. Принято считать, что «правилом» является отсутствие программы старения, и поэтому можно продлевать жизнь организма до неопределенного большого срока, излечивая всевозможные болезни. Таким же образом и среди исследователей вымирания подавляющее большинство убеждены в том, что нет никакой программы старения видов, а они вымирают от «насилия» или «истощения». По сравнению с феноптозом, филогеронтия, по-видимому, скрыта более основательно. Концепция феноптоза завоевала себе место в современной науке (недавно, в августе 2007 г., в Московском университете под лозунгом исследования феноптоза происходила весьма представительная конференция «От *Homo sapiens* к *Homo sapiens discatentus*»), а о филогеронтии вспоминают только, чтобы лишний раз высказать что-нибудь обличительное. Тем не менее, этот вопрос все равно поднимается, потому что есть некоторые явления, которые про无不цируют мысль о «старении видов».

### Свидетельства филогеронтии

Наиболее убедительным свидетельством филогеронтии является неясность причин вымирания групп организмов, в особенности тех, которые доминировали долгое время в значительной части биосфера. Уже давно тратятся неимоверные усилия

на поиски катастроф, которые уничтожили динозавров, аммонитов, белемнитов, рудистов и прочих интересных животных, процветавших на протяжении миллионов лет. Однако, по большому счету, они успехом не увенчались. Никакие катастрофы не объясняют избирательности вымирания организмов, принадлежащих к определенным группам высокого таксономического уровня: выжившие после «катастроф» и вымершие нередко мало различаются между собой в отношении способностей сопротивляться метеоритам, кометам, вулканам и пр. Почему, например, среди головоногих моллюсков в конце мезозоя вымерли все аммоноидеи, а наутилиды сохранились? Моллюски обеих групп были во многом сходными — имели наружные раковины, разделенные на камеры. При этом «жилой» была только камера, контактирующая с внешней средой. Остальные камеры раковин были заполнены газом, что обеспечивало некоторую плавучесть их обладателям. Главные различия этих групп моллюсков состояли в следующем: у наутилид перегородки между камерами имели простую форму (рис. 2), у аммоноидей — сложную, рис. 3 (форма перегородок отражается на поверхности раковины так называемой «лопастной линией»); у аммоноидей, скорее всего, были чернильные мешки, как у современных кальмаров, осьминогов и каракатиц, а у наутилид их не было; у наутилид крупные, богатые желтком яйца и, соответственно, «лецитотрофные» личинки, а у аммоноидей яйца мелкие, и их личинки сами себя обеспечивают пищей — «планктотрофные». В целом, сравнение, скорее, в пользу аммоноидей. Они считаются более прогрессивными и более приспособленными. В свое время (в девоне) они действительно потеснили наутилид и доминировали во всем Мировом океане на протяжении 325 млн лет, но потом все вымерли. Получается, что вымерли «приспособленные», а «менее приспособленные» сохранились. Для объяснения этого «парадокса» современные исследователи обычно хвалятся за последнюю соломинку: личинки у аммоноидей как будто бы «хуже». Родители не снабжают их запасом «провианта» и они вынуждены сразу после рождения сами добывать себе пищу — планктон. Отсюда делается вывод о том, что в конце мезозоя произошло резкое ухудшение условий жизни планктона из-за какой-либо катастрофы, вроде «ядерной зимы», и поэтому личинки аммоноидей остались голодными и вымерли [50]. Однако при этом старайтесь не замечать тот факт, что ближайшие родственники наутилид и аммоноидей — кальмары и осьминоги — имели планктотрофные



Рис. 2. Представитель наутилид — *Nautilus inornatus* (Музей палеонтологии и сравнительной анатомии, Париж)

личинки, но благополучно пережили «катастрофу», как, впрочем и многие другие морские беспозвоночные с планктотрофными личинками. Вопрос о том, какие личинки лучше, вообще весьма сложен. Выживаемость лецитотрофных личинок выше, но родители планктотрофных берут числом, порождая огромное количество яиц. Планктотрофные имеют одно существенное преимущество: они могут далеко расселяться по океану и завоевывать новые территории. У морских ежей, мицанок, кольчатых червей и других беспозвоночных были и есть различные типы личинок. Оба варианта питания личинок существуют с незапамятных времен, переживая различные «катастрофы», и поэтому предположение гибели аммоноидей из-за несовершенства личинок неубедительно.

Объяснения вымирания всевозможными катастрофами затрудняет также то обстоятельство, что вымирание группы — медленный процесс. Исследователь головоногих моллюсков Д. Донован сравнил это с известной симфонией Гайдна, в которой во время исполнения музыканты по очереди покидают оркестр, пока, в конце концов, не уходит последний и симфония заканчивается в связи с отсутствием исполнителей [40]. В случае аммоноидей эта печальная «симфония» длилась десятки миллионов лет. «Старение» группы сопровождалось появлением весьма странных на вид существ — «гетероморфных аммонитов». Их раковины имели форму куска трубы, который изогнут в виде спиралей правильной или неправильной формы или же иным образом (рис. 4), при этом раковина могла быть снабженной многочисленными выростами. Согласно расчетам пропорций раковин [61], такие



Рис. 3. Представитель аммоноидей — *Aulacostephanus* (Музей палеонтологии и сравнительной анатомии, Париж)

аммониты даже двигаться толком не могли. Однако они каким-то образом существовали довольно продолжительное время.

Таким образом, «симфония вымирания» — это часть предопределенного пути эволюции. На этом пути выявлялись общие закономерности, которые послужили основанием для формулировки ряда «законов эволюции». Одним из первых был сформулирован «закон неспециализированности предков», или «закон Копа» [37], точнее, не сформулирован, а представлен в виде рассуждений с обилием эмпирического материала. Согласно этому закону, в начале развития какой-либо группы находятся неспециализированные организмы, а по мере их эволюции специализация усиливается и, в конце концов, становится настолько узкой, что организмы теряют способность быстро приспособливаться к изменениям условий и вымирают. Одно из проявлений специализации — увеличение размеров — нередко расценивают как действие отдельного закона (закона Депере): животные крупных или гигантских размеров не бывают родоначальниками новых групп, а являются их конечными членами. Некоторые палеонтологи усматривали в эволюционном развитии проявление еще одного закона — «закона инерции»: если уж какое-либо эволюционное направление возникло, то оно продолжается до максимально возможного развития, даже если ведет и в «неадаптивную сторону», то есть уже после достижения приспособленного состояния организмы продолжают эволюционировать по инерции [29]. В этом случае этот закон означает, что размеры организмов могут продолжать увеличиваться, даже когда они превысили оптимум. Все это вместе взятое характеризует

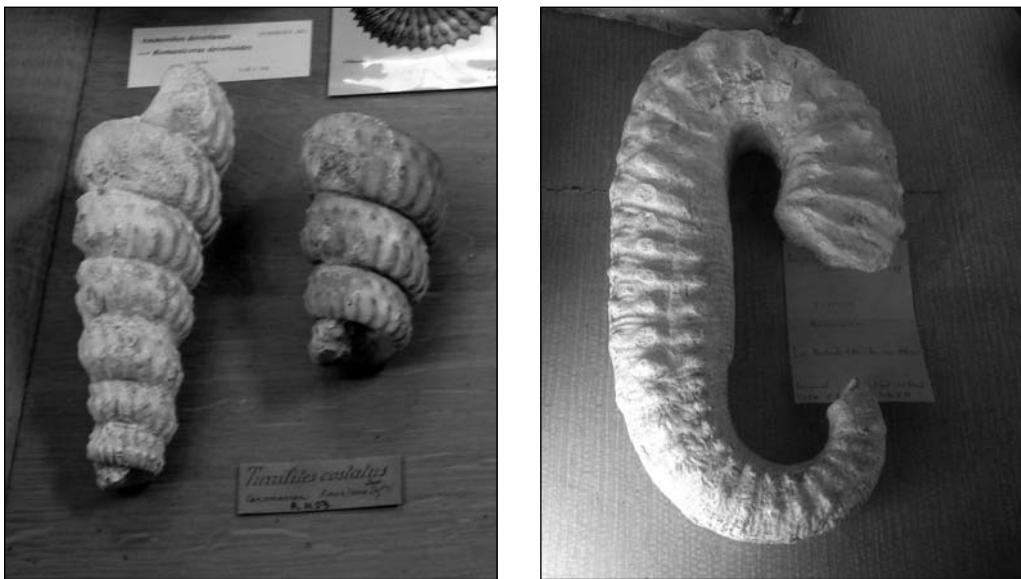


Рис. 4. Гетероморфные аммониты, *Turrilites cristatus*, *Ancylloceras matheronianum*  
(Музей палеонтологии и сравнительной анатомии, Париж)

еще один закон — закон необратимости эволюции, или закон Долло: «Организм не может даже частично вернуться в состояние предков, если он окажется в аналогичных условиях» [39]. И, наконец, среди наиболее известных надо отметить «закон Розы» — закон уменьшения изменчивости: по мере развития группы ее способность изменяться постепенно падает до минимума, и поэтому она не может должным образом реагировать на изменения среды и вымирает [55]. В настоящее время реальность подобных «законов» часто оспаривается, поскольку в них выискиваются всевозможные исключения и неясности формулировок. Статистика дает противоречивые результаты. Но все же обычно исследователей не покидает ощущение, что какие-то законы все-таки есть, и поэтому они вновь и вновь обращаются к проверке упомянутых. Даже если эти «законы» недостаточно четки и убедительны, то они демонстрируют, по крайней мере, один факт: по мере эволюции в группе возникают особенности, которые указывают на ее вымирание в ближайшем будущем. (Кроме приведенных примеров утолщения стенок членов колонии у мшанок и усложнения лопастной линии у аммонитов, примечательно также появление шипов в ходе эволюции. Как только они появляются в какой-либо группе животных, конец ее известен — шипы увеличиваются до предела, а потом происходит вымирание [31].) Отсюда естественно возникает вопрос: почему бы не назвать появление таких особенностей старением группы или, скажем, филоптозом?

### Механизм «старения видов»

Признать существование «филогенетического» старения трудно, потому что оно плохо укладывается в дарвиновскую схему эволюции. Если последовательно объяснить эволюцию теорией естественного отбора, то вымирание видов вообще проблематично, поскольку даже если для вида сложилась неблагоприятная ситуация, то он должен к ней приспособиться и продолжать существовать. Принято считать, что вид, как губка, впитывает в себя мутации, содержит большой и, практически, неисчерпаемый запас изменчивости, и поэтому при изменении условий (в том числе и при появлении новых конкурентов) выявляет нужный вариант, то есть приспосабливается и не вымирает. А что касается групп более высокого таксономического уровня, то они имеют еще больший запас прочности, поскольку включают большее число представителей, более разнообразны и более широко распространены. Получается, что виды, роды, семейства и тому подобное должны быть практически вечными. Но палеонтологическая летопись свидетельствует об обратном: огромное количество групп не смогли измениться в нужное время в нужном направлении и почему-то вымерли, даже если на них не напали какие-то убийцы и не произошло никаких катастроф. По этой причине в современных исследованиях практически всегда по поводу вымирания говорится, что его причины еще во многом неясны.

Факт неспособности вида измениться в нужное время в нужном направлении дает основание

говорить об ограничениях изменчивости: она проходит не беспорядочно во все стороны, а только в определенных направлениях. Об этом свидетельствует также множество фактов из других областей биологии, самым показательным из которых является невозможность в эксперименте получить некоторые варианты (к примеру, голубоглазых дрозофил, люпинов без алкалоидов, синих роз или по-настоящему черных тюльпанов). В настоящее время принято считать такие случаи «ограничениями, обусловленными индивидуальным развитием» («developmental constraint»): в традиционную схему эволюции «мутации—отбор» нужно внести дополнение — путь от генов к фенотипу. Этот путь обусловлен индивидуальным развитием, которое имеет свои средства воздействия на фенотип, что, в частности, выражается в ограничениях изменений [30, 49]. Однако не обязательно использовать настолько сложную схему ограничений. Многое удается объяснить и более простыми процессами. В этой связи особенно интересны работы Дарси Томпсона (1860–1948) о росте и форме [59], в которых была поставлена задача проследить соответствие всех биологических явлений математическим формулам и законам физики. Томпсон описал детали всевозможных ограничений роста и формы, которые объясняются чисто физическими процессами. Эти ограничения прослеживались от некоторых очевидных случаев (как, например, то, что размеры летающих животных не могут быть очень большими) до мельчайших деталей действия процессов кристаллизации и сил поверхностного натяжения в клетках и тканях. Каждый раз оказывалось, что «рост и форма» во многом определяются чисто физическими и химическими факторами вне зависимости от каких-либо других. Примечательный пример представляют собой спикулы губок и радиолярий. Томпсон рассматривал их как кристаллы, которые имеют определенную форму не потому, что она способствует успеху в борьбе за существование (как утверждал Геккель), а благодаря тому, что она не может быть другой из-за особенностей кристаллизующегося вещества. Получается, что даже чисто химические или физические ограничения многое объясняют «в росте и форме». Кроме того, в организмах по мере их усложнения складывается сложная система корреляций различных процессов или органов, которая еще более ограничивает их способность варьировать, и чем сложнее организм, тем больше в нем

ограничений. Так, например, самые примитивные существа могут синтезировать все требующиеся им органические вещества из неорганических, а затем по мере роста сложности способность к синтезу неуклонно уменьшается. Самые сложные организмы зависят от поступления множества разнообразных сложных органических веществ — главным образом белков и витаминов, и они уже не могут сильно варьировать в этом отношении [48], а поскольку в организме все взаимосвязано, то значит, скорее всего, и размах возможных изменений других особенностей этих организмов также сокращается. С данной точкой зрения согласуется тот факт, что новые типы или классы организмов на Земле уже давно не появляются, — со временем докембрия они только видоизменялись, выявляя заложенные в типе возможности.

Вполне возможно, что «ограничения» или «запрещения», которые, в конечном счете, сводятся к химическим и физическим процессам, приводят к формированию определенных направлений в эволюции. Можно предположить, что эти направления могут оказаться нерациональными — привести вид к вымиранию. В то же время вид не может совсем не изменяться, — изменчивость происходит неизбежно и постоянно. Организмы не могут воспроизводить свои точные копии неопределенно долгое время из-за мутаций и рекомбинаций или хотя бы из-за сложности процессов, вовлеченных в размножение. Некоторые ошибки в воспроизведении копий неизбежны, и потому в ходе смены поколений представители вида меняются, даже если вид уже хорошо приспособлен к окружающей среде и условия среды остаются неизменными. Это изменение, очевидно, у сложных организмов происходит значительно быстрее, чем у простых, потому что ошибки в «копировании» сложной системы более вероятны, чем простой. По этой причине простейшие существа могут медленно эволюционировать, несмотря на способность к быстрому размножению, и наоборот — медленно размножающиеся высшие организмы могут быстро эволюционировать. Если указанные процессы действенны в эволюции, то роль естественного отбора может оказаться незначительной, потому что, с одной стороны, для него нет достаточно богатого материала из-за ограничений, с другой — для него нет времени из-за постоянного изменения всех представителей вида. Это означает, что в эволюции участвуют все представители вида или большая их

часть, а не «элита», которая вытесняет своих со-братьев\*.

Приведенный выше пример эволюции наутилид и аммоноидей хорошо согласуется с данной схемой. «Основным эвеном» их эволюции считается «лопастная линия» — линия прикрепления перегородки к внешней стенке раковины. У аммоноидей эта линия неуклонно усложнялась на протяжении миллионов лет. Первые аммоноидеи имели линию, похожую на линию наутилид, у последующих она имела изгибы, а у самых последних — образовывала сложные узоры на поверхности раковин. Десятки, а может и сотни работ написаны о том, почему это происходило, но до сих пор еще никому не удалось убедительно обосновать адаптивную сущность этого процесса. Обычно при кратких общих описаниях принято рассматривать сложные перегородки как приспособление к прочности в связи с приспособлением к жизни на больших глубинах. Но при этом «забывают» тот факт, что современные наутилиды, у которых простая перегородка, живут на больших глубинах: 504 м — зарегистрированный рекорд, 800–850 м — расчетная глубина погружения [56]. Более тонкие современные исследования тоже не подтверждают пользу сложной перегородки. Во-первых, слабое звено моллюсков в сопротивлении давлению воды состоит в другом — в зоне контакта мягких тканей и полости. Во-вторых, прочность самой раковины больше зависит от отношения ее толщины к радиусам сегментов, чем от усложнения перегородки [46]. В-третьих, в эволюции лопастной линии наблюдается «инерция»: при чрезмерном усложнении как будто бы углы так расположены, что прочность раковины уже не увеличивается, а совсем наоборот. Надо заметить, правда, что даже эти обстоятельства не останавливают самых убежденных «всезнающих оптимистов», которые утверждают, что все равно со сложной линией аммонитам жилось лучше, чем с простой, потому что так им было удобнее прикреплять мускулы к раковине или регулировать плавучесть [36]. Есть и другие гипотезы по поводу пользы лопастной линии, но всем им сильно вредит опять же факт существования наутилид. Механизмы эволюции формы всей раковины также с трудом поддаются объяснению: «Раковины делались большими время от времени, они становились

мельче, они становились более массивными, потом опять тонкими, они приобретали кадиконическую\*\* форму, они теряли ее затем. Адаптация? Или нет? Если нет, то почему же это вообще произошло? Некоторые из подобных изменений затрагивали животных, которые жили по всему миру, и поэтому их объяснение адаптацией к локальным условиям неубедительно» [40].

Отчасти из-за подобных загадок исследования ископаемых головоногих послужили рассадником ортогенетических и филогенетических ересь в эволюционной биологии. Усложнение лопастной линии и всей раковины выглядит как самопроизвольный процесс развития в определенном направлении, подобный росту кристаллов. Этот процесс в какой-то момент достиг предела: лопастная линия поздних аммонитов — это уже такой лабиринт, что сложнее не придумать. Внешние стенки также заворачивались спиралью и скручивались чуть ли не в «морские узлы». Надо отметить, правда, что перед самым вымиранием как будто бы наступает некоторое упрощение (которое палеонтологи иногда называют «впадение в детство перед смертью»). Среди самых последних аммоноидей мелового периода есть такие (псевдоцератиты), которые напоминают живших в начале юрского периода (цератитов) — их лопастная линия относительно проста. Однако она все равно сложнее, чем у первых аммоноидей, и нет данных о том, что «упрощенные» аммоноидеи являются потомками аммонитов с предельно сложной линией. Скорее всего, непосредственные предки самых поздних аммоноидей были малочисленны и относительно примитивны. После вымирания доминирующих сложно устроенных аммонитов они смогли расселиться и претерпеть некоторую эволюцию, пока не усложнились до возможного для них предела. Вероятно, после достижения такого предела охарактеризованный выше механизм эволюции продолжал действовать, причем с возрастающей скоростью: чем сложнее система, тем больше ошибок в ее точном воспроизведении. И эти ошибки не могут привести к упрощению все из-за той же сложности: устранение дефекта в сложной системе может оказаться успешным, только если внести в нее дополнительные усложнения. Теоретически можно допустить, что ошибки и их исправления могут произойти и

\* Эта схема эволюции возникла в ходе попытки сформулировать в современных терминах суть «ортогенеза» — недарвиновских концепций направленной эволюции. Среди недавних работ к ней наиболее близка «альтернатива концепции Дарвина», представленная Е. Е. Коваленко [15]. Но здесь надо отметить, что некоторые сторонники теории отбора, наверное, отчасти согласились бы с приведенной схемой. К примеру, Жак Моно (1910–1976) определял эволюцию как следствие нарушений консерватизма размножения и много рассуждал на тему воспроизведения точных копий [50]. Некоторые дарвинисты уделяли внимание ограничениям [10].

\*\* Массивную, относительно мало уплощенную с боков, «бочонкообразную».

в сторону упрощения, но вероятность этого крайне невелика. И аммоиди действительно не изменялись в обратную сторону — в сторону просто устроенной раковины примитивных моллюсков. В таком случае вполне понятно, почему до наших дней дожили наутилиды, а не аммоиди. Первые были устроены проще, и поэтому могли дольше «безошибочно» воспроизводить себе подобных, и поэтому они живут до сих пор, несмотря на наличие огромного количества конкурентов — рыб. Причем эти конкуренты, возможно, в какой-то степени способствовали сохранению наутилид: именно из-за них современные наутилиды не расселяются и их численность не увеличивается, а значит число «копирований» их представителей происходит относительно редко и поэтому они медленно эволюционируют. Увеличению численности наутилид не способствует также и то обстоятельство, что они медленно размножаются — поздно достигают половой зрелости и порождают небольшое число потомков. Такими же особенностями обладают и другие «живые ископаемые» (гаттерии, неопилины, латимерии): они относительно малочисленны, медленно размножаются, а их строение указывает на начало эволюции групп, а не на завершение. И наоборот, среди «живых ископаемых» нет тех, кто располагался где-то в конце линий эволюции — к примеру динозавров и аммонитов. После массовых вымираний в живых остаются представители не тех групп, которые доминировали по всей биосфере, а напротив — тех, кто «ютился по углам», сохранившись с глубокой древности, хотя, казалось бы, должно быть наоборот: если группа широко распространена и ее представители многочисленны, то даже после «катастрофы» хоть кто-нибудь мог бы где-нибудь уцелеть.

«Живые ископаемые», таким образом, позволяют дополнить представленную выше схему изменения видов — охарактеризовать условия ускорения или замедления процесса филогенетии (или филоптоза). Если эволюция — это следствие ошибок воспроизведения точных копий организма, то она происходит тем интенсивнее, чем чаще происходит факт воспроизведения. При сохранении численности вида «копирование»-воспроизведение происходит реже, потому что у представителей вида выживает только небольшая часть потомства, а значит, те варианты, которые имеют большую вероятность появиться, — наиболее сходные с родителями. В таких условиях наиболее отличные от родителей варианты появляются редко и могут выявиться только на протяжении множества поколений, а при резком увеличении числа выживших

потомков создается возможность быстрого выявления редких вариантов изменчивости. События «макроэволюции» — порождения форм, резко отличающихся от родителей, — таким образом, возможны на огромной территории в момент быстрого расселения, а не на маленьких затерянных тропических островах.

Сходный процесс легко моделируется в лабораторных условиях или при разведении домашних животных и растений: при отсутствии большой элиминации потомства, при выживании всех возможных вариантов изменчивости, а не только наиболее вероятных, происходит и более частое появление изменившихся представителей вида, в том числе и выявление редких или аномальных вариантов. В таких условиях вид меняется «во времени и пространстве» и порождает множество «подвидов» (рас, популяций, морф и т. п.). Если исходить из этого представления, то результаты знаменитых опытов Гуго де Фриза (1848–1935), заложивших основы генетики, следует объяснять не тем, что он открыл вид, находящийся в состоянии мутирования — *Oenothera lamarckiana* (как считал он сам и его последователи), и не тем, что ему попался необычный вид «сомнительного» гибридного происхождения (как считали некоторые его критики), а тем, что он создал условия, когда небольшое число особей за два поколения породило огромное количество потомков (54000) — высадил и вырастил все семена от нескольких растений [28]. Среди такого обильного потомства выявилось несколько экземпляров, которые сильно отличались от «нормальных»: появились гигантские растения, растения с необычной формой листьев, растения с красными жилками листьев и т. п. В естественных условиях такие формы могли бы обнаружиться, но с гораздо меньшей вероятностью. Чтобы их найти, понадобилось бы длительное время исследовать большие выборки — десятки тысяч экземпляров. Никто этим не занимался, и «аномальные» экземпляры энотеры послужили основанием для введения палеонтологического термина «мутация» в формирующуюся генетику. Мутации обычно считались и считаются появлением чего-то нового, а не выявлением заложенной возможности, которая не может быть какой угодно. К мутациям до сих пор апеллируют как «к чуду», которое может породить всё, что только нужно для естественного отбора или для событий макроэволюции.

Важно подчеркнуть, что процесс выявления мутаций в эксперименте только аналогичен процессу макроэволюции, а не является его воссозданием. Эволюция группы организмов — это

выявление возможностей, заложенных в ее архетипе, а не сотворение нового. Со временем крипто-зоя таксономический ранг новых групп неуклонно понижался: в докембрии возникли основные типы или «планы строения», а в дальнейшем появлялись только группы уровня класса, отряда, семейства и т. д. (недавнее обсуждение см. [16]). На протяжении последних периодов кайнозоя возникали уже только новые роды и виды, а сейчас можно наблюдать только возникновения новых популяций или, может быть, видов. Это объясняется тем, что по мере эволюции от низшего к высшему растет число ограничений возможных направлений варьирования и их пределов.

Надо отметить, правда, что это явление падения таксономического ранга новых групп обычно интерпретируется иначе: возникновению нового типа препятствуют изменившиеся экологические условия. После кембрийского периода насыщенность биоценозов стала настолько высока, что уже не дала развернуться в полную силу творческой силе эволюции (см., напр., [34, 35]). Однако при этом упускается то обстоятельство, что в экологическом отношении между новым типом и новым видом может не быть никакой разницы. Многие примитивные животные разных типов сходны по строению и образу жизни — это червеобразные или «бесформенные» организмы, которые живут где-то у дна в морских глубинах и пассивно питаются, отфильтровывая съедобные частицы, оказавшиеся поблизости. Поэтому экологическое препятствие для нового типа не больше, чем для нового вида, но новые виды все время появляются, а типы — нет. Кроме того, обширные пространства суши были практически свободны долгое время после докембра, но новых типов на них не появилось. Стоит обратить внимание и на то, что после докембра неоднократно случались массовые вымирания и другие «кризисы», которые создавали свободные пространства. Но их занимали представители уже существовавших ранее типов и классов. Трудность интерпретации этого явления очевидна, поэтому в обзорах по эволюции оно часто вовсе никак не интерпретируется или даже не упоминается.

Представленный механизм изменения видов, которое на каких-то стадиях может расцениваться как старение, весьма напоминает гипотезы по поводу старения особи [3, 4, 21, 22, 27]. В них часто обращается внимание на то, что, по крайней мере, некоторые клетки не могут воспроизвести свои точные копии неопределенно долго. С каждым делением в них происходят или поломки ДНК, или

сокращение длины определенных участков хромосом, или еще что-то такое, что со временем приводит к «падению» — «апоптозу». Вполне вероятно, что из-за этого в организме становится невозможным омоложение поизносившихся клеток, то есть наступает старость и естественная смерть. Может быть, и во всем геноме что-то «укорачивается» с каждым его «копированием», и это со временем приводит к невозможности его воспроизведения, а значит и к вымиранию вида, рода, семейства и т. д. Иными словами, не только соматические клетки запрограммированы на определенное число делений, но и репродуктивные. Но среди последних трудно проследить «лимит», подобный «лимиту Хейфлика», из-за длительных промежутков времени между «копированиями». Отсюда можно сделать вывод о том, что вид запрограммирован на определенное число поколений его представителей (такое мнение высказали цитируемые выше авторы, предложившие заняться исследованием старения видов [1]), но, по всей видимости, это не совсем так. Число «копирований» представителей вида может меняться в разных поколениях: в одном поколении может выжить значительная часть возможного потомства (если для него по каким-то причинам образовалось обширное жизненное пространство), в другом — наоборот. В первом случае вид изменяется и стареет быстрее, чем во втором.

На этом жизненном пути вид, очевидно, может породить другие. Такое порождение можно расценить «по Ламарку» — как превращение в другой, а значит, и как свидетельство «нестарения». Обсуждение этой темы выходит за рамки задач настоящей работы, но надо отметить, что способности к порождению новых форм популяции вида (или виды одного рода, или роды одного семейства и т. д.) различаются. Одним из ярких свидетельств этих различий являются работы Н. И. Вавилова о центрах происхождения и гомологических рядах [9]: в популяциях центра происхождения вида обнаруживается большое разнообразие, то есть большой материал для селекционной работы, большая способность к порождению новых форм, а по краям ареала разнообразие уменьшается, и из «перипатрических» популяций множества сортов получить не удается. Возможно, что для изучения механизмов этих явлений также пригодится сравнение жизни вида с жизнью особи: «постаревшие» популяции, возможно, имеют меньше способностей изменяться и порождать новые формы, чем «непостаревшие».

## Выводы

Итак, мы выяснили, что есть все основания считать «старением» определенные фазы эволюции видов и групп более высокого таксономического уровня. Представляется вполне возможным в современных терминах охарактеризовать хотя бы некоторые механизмы, которые его вызывают. Что в таком случае можно сказать об эволюции гоминид? Признаком старения группы считается появление «аномалий»-специализаций — тех форм, которые максимально отличаются от исходного, самого примитивного представителя. Человека современного вида вполне можно считать аномалией и специализацией по сравнению с его предками и их ближайшими родственниками. Другой признак старения группы — сокращение числа видов. Человек, опять же, пребывает в одиночестве в семействе гоминид, в то время как раньше в этом семействе было много видов, которые не только последовательно сменяли друг друга, но и делились на географические и симпатрические формы. Более частный «закон» — закон увеличения размеров — также смутно проявляется: первые гоминиды были значительно мельче, чем последние. Среди вымерших гоминид, правда, были и те, которые несколько превышали нас по массе (но не по росту), но ненамного, и общей картины это не меняет, — увеличение размеров является одной из тенденций эволюции нашего семейства. Таким образом, если абстрагироваться от всего того, что отличает человека от животных, то получается вполне типичная картина: когда-то произошло зарождение исходного «типа», которое теряется в глубине палеонтологической летописи; за ним последовала эволюция в определенном направлении и увеличение разнообразия, а потом произошла потеря разнообразия, «специализация» (выраженная, например, в «гипертрофии» мозга), «гигантизм» — в общем, кульминация и указание на близкий конец. Есть также обстоятельства, которые все более и более ускоряют эволюцию — сложность организации, бурное расселение и увеличение численности представителей вида.

Возникает вопрос: в какой степени человек подчиняется подобным чисто биологическим процессам? Может ли он своим разумом внести корректировки во все это? Подавляющее большинство исследователей эволюции человека убеждены в том, что может. Более того, обычно даже не допускается и мысли, что кто-то может в этом усомниться. Допустим, так оно и есть, но нельзя не заметить, что сейчас человек абсолютно ничего не делает для контроля собственной эволюции (которая может обернуться старением вида), а пускает ее на самотек.

## Литература

1. Акифьев А. П., Потапенко А. И. Биоэсхатология: основные направления и первые результаты исследования // Успехи геронтол. 1997. № 1. С. 41–46.
2. Алексеев А. С. Массовые вымирания в фанерозое: Автореф. дис. докт. геол.-минер. наук. М., 1998.
3. Анисимов В. Н. Молекулярные и физиологические основы старения. СПб.: Наука, 2003.
4. Анисимов В. Н., Соловьев М. В. Эволюция концепций в геронтологии. СПб.: Эскулап, 1999.
5. Атлантический лосось / Под ред. Р. В. Казакова. СПб.: Наука, 1998.
6. Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю. С. Решетникова. Т. 1. М.: Наука, 2002.
7. Благовещенский А. В. К вопросу о направленности процесса эволюции // Бюл. Среднеазиат. гос. ун-та. 1925. Вып. 10. С. 17–33.
8. Благовещенский А. В., Александрова Е. Г. Биохимические основы филогении высших растений. М.: Наука, 1974.
9. Вавилов Н. И. Избранные произведения. Т. 1. Л.: Наука, 1967.
10. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М., 1999.
11. Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.–Л.: АН СССР, 1948. С. 271.
12. Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. С. 25.
13. Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии. М.: КМК, 2003.
14. Ивановский А. Б. Палеонтология и теория эволюции // Тр. Ин.-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Новосибирск, 1976. Вып. 331. С. 44.
15. Коваленко Е. Е. Альтернатива концепции Дарвина // В кн.: В тени дарвинизма. Альтернативные теории эволюции в XX веке. СПб.: Ясный день (Fineday press), 2003. С. 192–218.
16. Колчанов Н. А., Суслов В. В. Кодирование и эволюция сложности биологической организации // В сб.: Эволюция биосфера и биоразнообразия. К 70-летию А. Ю. Розанова. М.: КМК, 2006. С. 60–97.
17. Красилов В. А., Зубаков В. А., Шульдиннер В. И., Ремизовский В. И. Экостратиграфия. Теория и методы. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985.
18. Ламарк Ж. Б. Философия зоологии // Избр. соч. в 2-х т. Т. 1. М.: АН СССР, 1955. С. 171–734.
19. Леванидов В. Я., Леванидова И. М. Питание молоди летней кеты и горбушки в притоках Амура // Изв. Тихоокеанского НИИ рыбн. хоз-ва и океанограф. 1957. Т. XLV. С. 3–16.
20. Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. Учеб. пособие. М.: КомКнига, 2005. С. 83, 189.
21. Оловников А. М. Принцип маргинотомии в матричном синтезе полинуклеотидов // Докл. АН СССР. 1971. Т. 201. С. 1496–1499.
22. Оловников А. М. Редусомная гипотеза старения и контроля биологического времени в индивидуальном развитии // Биохимия. 2003. Т. 68. Вып. 1. С. 7–41.
23. Полов И. Ю. Ортогенез против дарвинизма. Историко-научный анализ концепций направленной эволюции. СПб.: СПбГУ, 2005.
24. Попов И. Ю. Идея направленной эволюции: история и современность // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. 2006. Вып. 4. С. 13–19.
25. Расницын А. С. Избранные труды по эволюционной биологии. М.: КМК, 2005.
26. Скулачев В. П. Старение организма — особая биологическая функция, а не результат поломки сложной живой системы: биохимическое обоснование гипотезы Вейсмана // Биохимия. 1997. Т. 62. Вып. 11. С. 1394–1399.

27. Скулачев В. П. Феноптоз, запрограммированная смерть организма // Химия и жизнь – XXI век. 2002. № 11. С. 20–25.
28. Фриз Г. де. Теория мутаций. Мутации и мутационные периоды в происхождении видов // В сб.: Теория развития / Под ред. В. А. Фаусека. СПб.: Брокгауз и Ефрон, 1904. С. 185–213.
29. Abel O. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena: Gustav Fischer, 1929.
30. Arthur W. The origin of Animal Body Plans. A study in Evolutionary Developmental biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997.
31. Beecher C. K. The origin and significance of spines: a study in evolution // Amer. J. Science. 1898. 4<sup>th</sup> serie. Vol. VI. P. 1–20.
32. Bonis L. de. Evolution et extinction dans le règne animal. Paris: Masson, 1991. P. 75.
33. Brocchi G. Conchiologia fossile subapennina, con osservazioni geologiche sugli Appennini e sul suolo adiacente. In 2 vol. Milano: Giovanni Silvestri, 1843. Vol. 1. XXIII. P. 412.
34. Ciampaglio C. N. Determining the role that ecological and developmental constraints play in controlling disparity: examples from the crinoid and blastozoan fossil record // Evolution & Development. 2002. Vol. 4. № 3. P. 170–188.
35. Ciampaglio C. N. Measuring changes in articulate brachiopod morphology before and after the Permian mass extinction event: do developmental constraint limit morphological innovation // Evolution & Development. 2004. Vol. 6. № 4. P. 260–274.
36. Clarkson E. N. K. Invertebrate paleontology and evolution. Blackwell Science Ltd., 1998.
37. Cope E. D. Primary factors of organic evolution. Chicago: Open Court Publishing, 1896. XVI.
38. Decugis H. Le vieillissement du monde vivant. Paris: Masson et C-ie, 1943.
39. Dollo L. Les lois de l'évolution // Bull. Soc. belge Géol. Paléontol. Hydrol. 1893. T. 7. P. 164–166.
40. Donovan D. T. Ammonites in 1991 // In: The Ammonoidea: Environment, Ecology and Evolutionary Change / Ed. M. R. House. Systematics Association Special. Vol. № 47. Oxford: Clarendon Press, 1993. P. 1–12.
41. Eimer Th. Orthogenesis der Schmetterlinge. Ein Beweis bestimmt gerichteter Entwicklung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung. Leipzig: W. Engelmann, 1897. X, XVI.
42. Extinction events in earth history / Ed. E. Kauffman, O. Walliser. Springer Verlag, 1990.
43. Global and event stratigraphy in the phanerozoic / Ed. O. Walliser. Berlin: Springer, 1996.
44. Gould S. J. The Structure of evolutionary theory. Cambridge: Harvard Univ. Press, 2002.
45. Haacke W. Gestaltung und Vererbung. Eine Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig: T.O. Weigel Nachfolger, 1893.
46. Hewitt R. A. Relation of shell strength to evolution in the Ammonoidea // The Ammonoidea: Environment, Ecology and Evolutionary Change / Ed. M. R. House. Systematics Association Special Volume. № 47. Oxford: Clarendon Press, 1993. P. 35–56.
47. Jepsen G. L. Selection, «Orthogenesis», and Fossil Record // Proc. Amer. Philosoph. Soc. 1949. Vol. 93. № 6. P. 479–501.
48. Lwoff A. L'évolution physiologique. Etude des pertes de fonction chez les microorganismes // Actual. Sci. Industr. 1943. № 970. P. 308.
49. Maynard Smith J., Burian R., Kauffman S. et al. Developmental constraints and evolution // The Quart. Rev. Biol. 1985. Vol. 60. P. 265–287.
50. Monod J. Le hasard et la nécessité. Paris: Éditions du seul, 1970.
51. Montandon G. L'ologénèse humaine (Ologénisme). Paris: Librairie Félix Alcan, 1928.
52. Popov I. Directed evolution of mankind and biosphere // Impact of radiation risk in normal and emergency situations / Ed. Arrigo A. Cigna & Marco Durante. Springer Verlag, 2006. P. 211–218.
53. Robins J. B., Abrey C. A., Quinn T. P., Rogers D. E. Lastrine growth of juvenile pink salmon and a comparison with sympatric sockeye salmon // J. Fish Biol. 2005. Vol. 66. P. 1671–1680.
54. Rödder G. Is Schindewolf's «Grundfragen der Paläontologie» still worth reading? An apologetic evaluation of his work // Paläontologische Zeitschrift. 1999. Bd. 73. Hf. 1/2. S. 195–201.
55. Rosa D. de. L'Ologénèse. Nouvelle théorie de l'évolution et de la distribution géographique des êtres vivants. Paris: Librairie Félix Alcan, 1931.
56. Saunders W. B., Ward P. D. Ecology, distribution and population characteristics of nautilus // In: Nautilus. The Biology and Paleobiology of a Living Fossil / Ed. W. B. Saunders, N. H. Landman. NY: Plenum press, 1987. P. 137–162.
57. Schindewolf O. H. Basic questions in paleontology: geologic time, organic evolution and biological systematics. Chicago: The Univ. of Chicago Press, 1993. XVIII.
58. Taylor P. D., Lang W. D. Orthogenesis and the evolution of Cretaceous cribromorph bryozoans // In: Annals of Bryozoology / Ed. N. Patrick, Wyse Jackson & Mary E. Spencer Jones. Dublin: International Bryozoology Association, 2002. P. 275–299.
59. Thompson D. W. On Growth and Form. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2004. XXII, 344 p. (1 ed. 1917, 2 ed. 1942) (sixth printing of 1961 ed.)
60. Vandel A. Biospéologie. La biologie des Animaux Cavernicoles. Paris: Gauthier-Villars Éditeur, 1964. XVIII. P. 547.
61. Ward P. The extinction of ammonites // Scientific American. 1983. Vol. 249. P. 114–124.

Adv. gerontol. 2008. Vol. 21, № 2. P. 181–194

I. Yu. Popov

## SPECIES SENESCENCE: FACT OR ILLUSION?

St. Petersburg State University, Faculty of geology, paleontology department, 29, 16 Liniya V. O., St. Petersburg 199178; St. Petersburg State University, Biological Institute, 2, Oranienbaumskoye sh., Stary Peterhof, St. Petersburg 198504, Russia; e-mail: igorioshpopov@mail.ru

A brief review of the studies on «species senescence» was presented. The evidences on the existence of this phenomenon were analyzed (mass extinctions, «laws» of evolution). The mechanism of evolution, which could lead to «species senescence», was formulated: organisms inevitably tend to produce copies of themselves; organisms are incapable to produce their exact copies; species transform inevitably with the changes of generations even if they are already well adapted to their environment; such a continuous transformation takes place in definite directions because of physical and chemical constraints even if these directions lead to extinction.

**Key words:** species senescence, extinction, evolution