

ВАГІН Ю. В.

*Інститут молекулярної біології і генетики НАН України,
Україна, 03680, м. Київ, вул. Акад. Заболотного, 150, ORCID: 0009-0008-1958-249X,
e-mail: v.i.kashuba@imbg.org.ua*

НЕДАРВІНІВСЬКІ ТЕОРІЇ БІОЛОГІЧНОЇ ЕВОЛЮЦІЇ

У статті подано матеріал, що стосується еволюційних теорій, таких як номогенез Берга, теорія нейтральної еволюції Кімури й неоламаркізм, зміст яких протиставлено дарвінівському вченню про природний відбір, як провідний фактор біологічної еволюції. Номогенез, гіпотеза, згідно з якою еволюція організмів здійснюється на основі внутрішніх закономірностей. Генеральна теза світогляду Берга полягала в тому, що еволюція відбувається закономірно, згідно з початково наявним – попередньо встановленим – законом розвитку. Нейтральна теорія молекулярної еволюції була висунута Мотоо Кімурою. Вона стверджує, що переважна кількість мутацій на молекулярному рівні має нейтральний характер щодо дії природного добору. Таким чином, теорія нейтральної еволюції суперечила дарвінізму, вказував на фіксацію в популяції нейтральних мутацій без участі природного добору. Неоламаркізм являє собою сукупність трьох різнорізних напрямів в еволюційному вченні. Попри те, що неоламаркісти відхилилися від основних постулатів Ламарка, у більшості їхніх концепцій виявляються два положення, які відповідають законам Ламарка. Перше – визнання адекватної мінливості, що виникає під безпосереднім або непрямим впливом середовища і створює благо придбані адаптивні ознаки. Друге – успадкування в індивідуальному житті подібних ознак.

Ключові слова: теорії біологічної еволюції, номогенез, теорія нейтральної еволюції, неоламаркізм.

Серед теорій біологічної еволюції, що конкурують з теорією еволюції Дарвіна, виділяються номогенез Берга, теорія нейтральної еволюції Кімури й неоламаркізм. Почнемо їх аналіз із теорії номогенезу.

Номогенез або еволюція на основі закономірностей.

Номогенез, гіпотеза, згідно з якою еволюція організмів здійснюється на основі внутрішніх закономірностей [1]. Дарвін із приводу подібного

шляху еволюції, вперше обґрунтованого Ламарком, висловився вкрай безсторонньо [6].

Питання про шляхи розвитку життя на нашій планеті цікавило вчених з давніх часів. Особливо велику кількість гіпотез і альтернативних суджень на тему біологічної еволюції було запропоновано з кінця XIX століття і до теперішнього часу [4, 11, 17].

Зокрема, Львом Семеновичем Бергом робилася спроба пояснити цей процес з позицій номогенезу – розвитку на основі закономірностей [1]. Гіпотеза номогенезу була висунута Л. С. Бергом на протигагу дарвінізму. Її передумовами слугували: погляд про споконвічно притаманну живим істотам доцільність реакцій на зовнішні впливи, а також преформістське уявлення про випередження філогенетичних ознак в онтогенезі. Роль природного добору Берг оцінював інакше, ніж Дарвін. На його думку, добір відсікає різкі фенотипічні зміни організмів, зберігаючи, тим самим, норму. Виходячи з цього, основна функція добору – консервативна. Зазначимо, що пізніше подібного погляду дотримувався Кімура [7].

Крім того, Берг, протиставляючи ролі природного і штучного доборів в еволюції, наголошував: «Природний добір і штучний підбір – це абсолютно різні речі. Подібність між ними в тому, що і той та інший знищують непридатні або непотрібні форми. Але цього для пояснення еволюції замало, недостатньо винищити непридатне, потрібно ще вибрати придатне і з'єднати, змусити розмножуватися корисне або доцільне. А це може зробити тільки відбір штучний, у якому присутня розумна воля людини. Творчий бік добору є тільки у доборі штучному, але не в природному» [1].

Основні положення номогенезу були представлені Бергом у вигляді тез: «Організми розвинулися з багатьох тисяч первинних форм, тобто поліфілетично; подальший розвиток йшов переважно конвергентно (частиною дивергентно) на основі закономірностей, які захоплюють величезні маси особин на великій території, стрибками,

© ВАГІН Ю. В.

пароксизмами, мутаційно; спадкових варіацій обмежена кількість, і вони йдуть за певними напрямками; боротьба за існування і природний відбір не є чинниками прогресу, а є факторами консервативними, що охороняють норму; види через своє мутаційне походження різко розмежовані один від одного; еволюція значною мірою є розгортанням вже наявних задатків; вимирання є наслідком як внутрішніх (автономічних) причин, так і зовнішніх (хорономічних)».

«Берг прагнув до збалансованого викладу проблем загальної біології (це зближує його позицію з позицією Дж. Хакслі). Він демонстрував виняткову ерудицію та літературний талант. Це визнавали абсолютно всі, хто писав про Берга і про номогенез, незалежно від своєї позиції у галузі теорії еволюції» [12].

Генеральна теза світогляду Берга полягала в тому, що еволюція відбувається закономірно, згідно з початково наявним – попередньо встановленим – законом розвитку. Необхідно зазначити, що і біологічна еволюція за Дарвіном відбувається також закономірно, але тільки її результат визначається дією миттєвих чинників. Берг наполегливо шукав відповідь на питання про вроджену доцільність організмів [1]. Це завдання нині знайшло розв'язання з позицій НЕС, що розглядає філогенез як трансформацію морфогенетичних програм розвитку в процесі освоєння нових екологічних ніш [14].

Наразі надано також пояснення еволюційному механізму, що зумовлює конвергенцію і паралелізм явищ, які лежать в основі гіпотези номогенезу. З'ясувалося, що вони контролюються подібними напрямками дії природного добору на представників різних видів і визначаються їхніми генетичним та онтогенетичним потенціалами [4].

Хоча еволюційні погляди Берга мали чимало прихильників, серед яких були Мейен, Любищев, Красилов, водночас багато еволюціоністів їх не поділяли [9, 10].

У 60-х і на початку 70-х років ХХ століття номогенез знову набув деякого поширення у зв'язку з уявленнями про селективну нейтральність багатьох мутацій [7, 21]. Однак надалі ця гіпотеза не знайшла експериментального підтвердження.

Нейтральна теорія молекулярної еволюції.

Нейтральна теорія молекулярної еволюції стверджує, що переважна кількість мутацій на молекулярному рівні має нейтральний характер щодо дії природного добору. Як наслідок цього,

значна частина внутрішньовидової мінливості (особливо в малих популяціях) пояснюється не фіксуючою дією добору, а випадковим процесом: дрейфом селективно нейтральних або майже нейтральних мутантних алелів [7, 11].

Зазначена теорія була висунута Мотоо Кімуру наприкінці 1960-х років [21]. Вона добре узгоджувалася з фактом постійної швидкості закріплення мутацій на молекулярному рівні, що давало змогу оцінювати час розбіжності видів. Кімура, по суті, відтворює уявлення Райта про дрейф генів. На початку 30-х років Райт розробив математичну модель, яка демонструє наслідки випадкових змін частот алелів і генотипів, які відбуваються у невеликій поліморфній популяції під час зміни поколінь без участі природного добору [25]. Подібні зміни призводять до флуктуацій згаданих частот у популяціях, а потім або до їхнього повного закріплення, або до їхньої елімінації.

У результаті, теорія нейтральної еволюції, істотно розширивши і доповнивши теорію С. Райта, фактично зайняла нішу останньої у структурі СТЕ.

На перший погляд теорія нейтральної еволюції суперечила дарвінізму, оскільки аналіз, проведений на основі молекулярно-генетичного матеріалу, вказував на фіксацію у популяції нейтральних мутацій без участі природного добору [7]. Однак вона не заперечувала вирішальної ролі природного добору у філогенезі. Дискусія точилася лише про частку мутацій, що мають пристосувальне значення. Вивчаючи швидкості амінокислотних замін у білках, Кімура звернув увагу на невідповідність його даних із даними Джона Холдейна [20].

Згідно з оцінкою Джона Холдейна, для підтримання постійної чисельності популяції і збереження, при цьому, добром мутацій, які з'являються з передбачуваною швидкістю, кожен з батьків повинен залишати близько 22 тисяч нащадків. Водночас за одноразової заміни більш пристосованими алелями понад 12 генів, репродуктивна чисельність популяції прагне до нуля.

Однак відповідно до оцінки Кімури швидкість замін на геном, у розрахунку на одне покоління ссавців, перевищувала оцінку Холдейна в сотні разів [20]. Ці розрахунки наштовхнули Кімуру на думку, що більшість нуклеотидних замін має бути селективно нейтральною і фіксуватися у процесі генетичного дрейфу. З цього випливало, що відповідні поліморфні алелі підтримуються у популяції балансом між мутаційним

тиском і зазначеним стохастичним процесом. Усе це було викладено Кімурую щодо нейтральної еволюції, заснованої на селективній нейтральності популяційного генетичного поліморфізму. Надалі з'явилася його узагальнювальна монографія [7]. У ній експериментальні дані з молекулярної біології поєднувалися зі строгими математичними розрахунками, здійсненими самим автором на основі розробленого ним математичного апарату. На підтримку теорії свідчили дані про те, що на молекулярному рівні найпоширенішими еволюційними змінами є синонімічні заміни, а також нуклеотидні заміни в некодуючих ділянках ДНК. Однак, як з'ясувалося надалі, і серед синонімічних замін відзначалася вибіркковість, зафіксована в процесі сплайсингу промРНК [23].

Значимо, що Кімура не був самотнім у розробленні ідеї нейтральної еволюції. Як своїх попередників Кімура вказує на Джеймса Ф. Кроу, з яким він активно співпрацював і Алана Робертсона [7]. Крім того, 1969 року з'явилася стаття Джека Кінга і Томаса Джукса «Недарвінівська еволюція», у якій автори незалежно від Кімури дійшли до подібної гіпотези [22].

Зазначені публікації породили в науковому середовищі гостру дискусію [8]. Після інтенсивних обговорень і численних досліджень, породжених нейтралістською концепцією, інтерес до неї в 1990-ті роки помітно спав.

Неоламаркізм.

Сьогодні ламаркізм трансформувалася у неоламаркізм. Його виникнення можна розглядати як «рятувальне коло», кинуте ламаркізму. Термін неоламаркізм увів у науковий вжиток у 1888 році американський палеонтолог А. Пакард, однак, головними його засновниками вважають Герберта Спенсера та Едуарда Копа [2, 11]. Їх оригінальні праці найбільше сприяли упрочненню неоламаркізму в науковому співтоваристві [14, 17].

В одній із своїх основних праць «Первинні чинники органічної еволюції» [17] автор розглядав еволюційний процес як результат дії чинників трьох груп: фізіогенезу (прямого пристосування), кінетогенезу (пристосування шляхом використання або невикористання органів) і батмогенезу (впливу особливої філогенетичної «сили росту» або «батмізму»).

Рушійним початком прогресивної еволюції, за Копом, виступає «батмічна» сила, яка в конкретних еволюційних ситуаціях оформлюється кінетогенетично (переважно у тварин) або

фізіогенетично (що більш характерно для рослин). Багатопричинність біологічної еволюції у концепції Копа лише уявна; фактично її основою є фактор нематеріальної природи – «видовий батмізм».

Природний відбір у концепції Копа зовсім не є чинником еволюції. Коп не бачить у ньому причину «виникнення найбільш пристосованого організму». На його думку, добір лише елімінує нежиттєздатні варіації, як це, наприклад, пізніше зазначав Кімура [7], та «проявляється переважно в процесах вимирання» [11].

З корінних питань еволюційної теорії положення неодарвінізму і неоламаркізму прямо протилежні [2, 11]. Так, найменшою одиницею еволюційного процесу в неодарвінізмі вважається популяція, здатна бути полем діяльності природного добору, а в ламаркізмі – окрема особина; неодарвінізм розрізняє мінливість і сам процес еволюції, а ламаркізм ототожнює їх; рушійною силою еволюції, згідно з неодарвінізмом, є суперечлива взаємодія багатьох тенденцій, яка реалізується у процесі природного добору, а згідно з ламаркізмом – спрямована дія чинників середовища (ектогенез) або внутрішніх чинників (автогенез), яка безпосередньо приводить до пристосування; неодарвінізм встановив нерівномірність темпів еволюції, а ламаркізм стверджував, що еволюційний процес прямо пропорційний часу. Таким чином, неоламаркізм зайняв відмінні від неодарвінізму позиції з наступних питань біологічної еволюції: її об'єкту, матеріалу, рушійних сил, спрямованості й темпів.

Неоламаркізм – сукупність трьох різномірних напрямів в еволюційному вченні, які виникли в другій половині XIX століття і претендують на розвиток тих чи інших положень Ламарка. Усі ці напрями об'єднує визнання прямого успадкування набутих ознак і заперечення формотворчої ролі природного добору [2, 11].

Перший з них – механоламаркізм, що приписує провідну роль в еволюції умовам зовнішнього середовища (ектогенез) і зводить весь процес еволюційного розвитку до прямого пристосування і успадкування набутих ознак [11]. Механоламаркізм був заснований кількома вченими. Однак його головним засновником прийнято вважати Спенсера [2, 11].

У 1864 р. Спенсер опублікував роботу «Основи біології», у якій він трактував еволюційний процес як пристосувальні зміни, які відбуваються як шляхом прямого пристосування органі-

змів до мінливих факторів зовнішнього середовища, так і непрямого – через природний добір, або, за висловом автора, «переживання найбільш пристосованого» [14]. Ці два типи пристосування у концепції Спенсера нерівноцінні. Головним типом він вважав пряме пристосування до мінливих факторів зовнішнього середовища. Ніякої творчої ролі добір в еволюції, на думку Спенсера, не відігравав. Пізніше він висловив своє розуміння сутності еволюційного процесу в роботі «Фактори органічної еволюції» [11].

На перший погляд доктрина про два способи пристосування здається доволі близькою до поглядів на причини еволюції не тільки Геккеля, а й навіть самого Дарвіна. Однак це не так, оскільки Спенсер відкидав провідну роль природного добору і, по суті, зводив процес еволюції до зростаючого значення прямого пристосування [2, 11]. При цьому формоутворення належало лише до організменного рівня, а еволюційний процес ототожнювався лише з нагромадженням пристосувальних змін, які виникають одночасно в усіх особин популяції під дією чинників зовнішнього середовища [14].

Прикладом іншої спроби модернізації ідей Ламарка з позицій механоламаркізму можуть слугувати погляди Негелі, які він розробляв впродовж 1865–1884 років [24]. Не заперечуючи існування природного добору, Негелі обмежував сферу його дії тільки фізіологічними ознаками. Морфологічні ж ознаки, що становлять основу організації, еволюціонували, на його думку, на основі внутрішнього «принципу вдосконалення» [11]. Грунтуючись на цьому, Негелі вперше розмежував поняття про «морфологічні» і «пристосувальні» ознаки, і, врешті-решт, повністю відірвав їх одна від одної. Висунувши ідею про подвійну природу законів еволюції, Негелі, по суті, повторив одне з положень Ламарка [2]. У роботі «Механіко-фізіологічна теорія еволюції» Негелі залишає за доббором лише елімінуючу функцію [24]. При цьому адаптації, на думку Негелі, є результатом вродженої здатності організмів цілеспрямовано реагувати на зовнішні впливи. Результат дії цієї системи неспадкових пристосувальних ознак він назвав модифікаціями. Еволюцію ж морфологічних ознак, пов'язаних зі спадковою основою (зародковою плазмою), він пояснює «прагненням до вдосконалення» [2].

Однак спроби модернізації теорії Ламарка, зроблені Спенсером, Негелі і Копом [14, 17, 24],

не привели до подолання основних недоліків ламаркізму [11]. Ці спроби, як і раніше, ґрунтувалися на прийнятті телеологічної ідеї про внутрішнє прагнення до досконалості, на відриві «пристосувальних» змін від «морфологічних», на зведенні еволюційного процесу до спадкової мінливості окремих організмів [2, 11]. Останнє означає, що Коп і Негелі дотримувалися погляду Ламарка на неприйняття існування видів.

Другий напрям неоламаркізму – ортоламаркізм, розробили німецькі вчені А. Паулі, Р. Франсе, А. Вагнер [11]. Ортоламаркізм убачав основну причину розвитку у внутрішніх властивостях організмів, що зумовлюють цілеспрямований характер еволюції (автогенез). При цьому, використовувався факт спрямованості еволюційного процесу для затвердження його постійної прямолінійності та початкової запрограмованості (зумовленості). Ортоламаркізм визнавав рушійною силою еволюції невідомі «філетичні закони зростання», а також «закон внутрішнього прагнення до прогресу» [19]. Таким чином, у його підґрунті було закладено автогенетичні та телеологічні принципи [2].

Третій напрям неоламаркізму – психоламаркізм, точніше неовіталізм, був започаткований Земоном, Дришем, Іксшолем [2]. Психоламаркізм висував як провідну або навіть єдину причину біологічної еволюції розумну активність поведінки тварин, що ґрунтується на їхній пам'яті та психічних проявах, а також на містичних факторах, щось на зразок «клітинної душі» Еймера або «життєвого пориву» Годрі.

Таким чином, психоламаркізм постулював як основне джерело біологічної еволюції свідомі вольові акти як організмів, так і їхніх клітин, наділяючи останніх свідомістю і пам'яттю [18, 19].

Попри те, що неоламаркісти відхилилися від основних постулатів Ламарка, у більшості їхніх концепцій виявляються два положення, що відповідають законам Ламарка [11]. Перше – визнання адекватної мінливості, що виникає під безпосереднім або непрямим впливом середовища і створює благо придбані адаптивні ознаки. Друге – успадкування в індивідуальному житті подібних ознак [2]. Загальною відмінною рисою неоламаркізму є або повне заперечення еволюційної ролі природного добору, або розгляд його як допоміжного інструменту [11].

Однак деякі механоламаркісти не протиставляли ідею прямого пристосування принципу добору. Зокрема, ботанік Веттштейн пояснював

походження сезонного диморфізму у рослин, то добором рас, то прямим пристосуванням [2, 11].

Однією з останніх спроб довести ідейну правоту ламаркізму, як гіпотезу прямого успадкування набутих ознак і заперечення формотворчої ролі природного добору, з'явилася книга австралійських імунологів [15]. У ній популярно викладено будову імунної системи хребетних і механізм утворення нових специфічних антитіл методом соматичного «гіпермутування» імуноглобулінових генів і відбору лімфоцитів.

На основі аналізу даних про будову та функціонування генів імуноглобулінів було сформульовано гіпотезу про те, що еволюція генів імунної системи хребетних здійснювалася за Ламарком, тобто шляхом успадкування набутих ознак. При цьому, формування специфічних антитіл проти нових збудників відбувалося методом соматичного мутування «варіабельних ділянок» генів імуноглобулінів і подальшого відбору з них

найбільш вдалих варіантів нових антитіл. Таким чином, ендогенні ретровіруси могли виступати потенційними переносниками новостворених генів у статеві клітини, а набуті зміни (соматичні мутації) дійсно могли «переписуватися» назад у ДНК статевих клітин за допомогою зворотної транскриптази.

Подібні способи перенесення змін матеріалу спадковості із соматичних клітин у статеві, щоб надалі, безпосередньо, минаючи селективний процес, вони використовувалися в морфогенезі, пропонувалися і раніше, наприклад, у тимчасовій теорії пангенезису Дарвіна, поданій у вигляді глави монографії «Зміна тварин і рослин у домашньому стані» [5].

Однак жодних експериментальних доказів цьому явищу досі так і не представлено. І все ж, незважаючи на свою наукову неспроможність, ламаркізм існує у модернізованому вигляді неоламаркізму й понині [11].

References

1. Berg L. S. Practi on the theory of evolution. L. : Nauka, 1977. 473 p. [in Russian]
2. Blyakher L. Ya., Bikhovsky B. E., Mikulinsky S. R. History of biology from recent times to the beginning of the 20th century. M. : Nauka, 1972. 564 p. [in Russian]
3. Volkenshtein M. V. Physical sense of the neutral theory of evolution. *Journal of Underworld Biology*. 1981. Vol. 42, (5). P. 680–686. [in Russian]
4. Vorontsov M. M. Development of evolutionary ideas in biology. M. : Progress-Traditsiya, 1999. 640 p. [in Russian]
5. Darwin Ch. Changes of domestic animals and cultivated plants. Zibr. V. 4. View of the Academy of Sciences of the SRSR : M.-L., 1951. 679 p. [in Russian]
6. Darwin Ch. The Path of Species. Zibr. V. 3. View of the Academy of Sciences : M.-L., 1939. 407 p. [in Russian]
7. Kimura M. Molecular evolution: the theory of neutrality. M. : Mir, 1985. 394 p. [in Russian]
8. Kirpichnikov V. S. Biochemical polymorphism and the problem of the so-called non-Darwinian evolution. *Advances in modern biology. Science*. 1972. Vol. 74, (5). P. 231–246. [in Russian]
9. Krasilov V. A. Unsolved problems of the theory of evolution. Vladivostok : Far Eastern Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR, 1986. 138 p. [in Russian]
10. Lyubishchev A. A. Problems of the form of systematics and evolution of organisms. M. : Nauka, 1982. 276 p. [in Russian]
11. Nazarov V. I. Evolution is not behind Darwin: a change in the evolutionary model. M. : Vid-vo LKI, 2007. 520 p. [in Russian]
12. Popov I. Concepts of direct evolution (orthogenesis). In the shadow of Darwinism. Alternative theories of evolution in the twentieth century. St. Petersburg : Fineday press, 2003. P. 35–36. [in Russian]
13. Reff R., Coffman T. Embryoni, genesis and evolution. M. : Mir, 1986. 402 p. [in Russian]
14. Spencer G. Lack of natural selection. SPb. : Typo-Lithography Yu. Ya. Rimana, 1894. 64 p.
15. Steele E., Lindley R., Blunden R. So, is Lamarck right? Immunogenetics and evolution. M. : Mir, 2002. 237 p.
16. Filipchenko Yu. A. Evolutionary idea in biology. M. : Nauka, 1977. 227 p.
17. Cope E. D. The primary factors of organic evolution. Chicago, 1896. Vol. 4, (91). P. 456–459.
18. Eimer Th. Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig : Englmann, 1897. 513 s.
19. Fothergill P. G. Historical aspects of organic evolution. NY, 1953. 427 p.
20. Haldane J. B. S. The cost of natural selection. *Journal of Genetics*. 1957. Vol. 55, (9/10). P. 524–551.
21. Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*. 1968. Vol. 217, (5129). P. 624–626.
22. King J. L., Jukes T. Non-Darwinian evolution. *Science*. 1969. Vol. 164, (3881). P. 788–798.
23. Lodish H. F., Berk A., Kaiser C., Krieger M., Scott M. P., Bretscher A., Ploegh H., Matsudaira P. T. Chapter: Post-transcriptional Gene Control. In book : *Molecular Cell Biology*. 5 th Edition. W. H. Freeman and Co. New York. 2007. P. 213–239.
24. Nägeli C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. Miinchen, 1884. 822 p.
25. Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. 1931. Vol. 16. P. 97–159.

VAGIN Yu. V.

*The Institute of Molecular Biology and Genetics of NASU,
Ukraine, 03143, Kyiv, Zabolotnogo str., 150*

NON-DARWINIAN THEORIES OF BIOLOGICAL EVOLUTION

The article presents material related to evolutionary theories such as Berg's nomogenesis, Kimura's theory of neutral evolution, and neo-Lamarckism, the content of which is opposed to Darwin's doctrine of natural selection as a leading factor in biological evolution. Nomogenesis, a hypothesis according to which the evolution of organisms is based on internal laws. The general thesis of Berg's worldview was that evolution occurs naturally, in accordance with a pre-existing – pre-established – law of development. The neutral theory of molecular evolution was put forward by Motoo Kimura. It argues that the vast majority of mutations at the molecular level are neutral in nature with respect to the action of natural selection. Thus, the theory of neutral evolution contradicted Darwinism, pointing to the fixation of neutral mutations in the population without the participation of natural selection. Neo-Lamarckism is a combination of three heterogeneous trends in evolutionary doctrine. Despite the fact that neo-Lamarckists have deviated from the basic postulates of Lamarck, most of their concepts contain two provisions that correspond to Lamarck's laws. The first is the recognition of adequate variability that occurs under the direct or indirect influence of the environment and creates well-acquired adaptive traits. The second is the inheritance of similar traits in individual life.

Keywords: theories of biological evolution, nomogenesis, theory of neutral evolution, neo-Lamarckism.