

И. Ю. Попов

ИДЕЯ НАПРАВЛЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ: ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОСТЬ

Введение. Главная идея дарвинизма состоит в том, что эволюция происходит за счет отбора из очень обширного, практически неисчерпаемого материала изменчивости, и ее направление является адаптацией к постоянно изменяющейся среде. Противоположная точка зрения означает, что материал изменчивости ограничен; у организмов есть предрасположенность варьировать в определенном направлении, которая и обуславливает эволюцию в первую очередь, при том что адаптация не является главным направлением эволюции. Чаще всего это представление обозначают термином «ортогенез» (*orthos* – прямой) – развитие в определенном направлении – или «направленная эволюция», хотя неоднократно вводились и другие близкие по смыслу понятия, либо в термин «ортогенез» вкладывалось иное значение. Ортогенезом нередко называли явление, при котором родственные группы организмов, регистрируемые в палеонтологической летописи или в одном временном срезе, можно описать как ряды превращений в определенном направлении. К ортогенезу очень тесно примыкает идея «органицизма», согласно которой виды и группы более высокого таксономического уровня подобно особи претерпевают рождение, рост, расцвет и естественную смерть.

В настоящей работе представлен анализ истории идеи направленной эволюции и ее современного состояния.

История концепций направленной эволюции. Суть ортогенеза. Мысль об эволюции в определенных направлениях высказывалась многократно в различном контексте. Она сочеталась с ламаркизмом, сальтационизмом, неодарвинизмом и другими эволюционными представлениями. Вопросы о том, кто был первым автором концепции направленной эволюции и какова ее первичная формулировка, всегда будут спорными, потому что неясно, считать автором то ли того, кто первым заявил об этом представлении, или кто привел особенно примечательные свидетельства в его пользу, или кто первым опубликовал статью или книгу на эту тему. Для того чтобы выявить первоисточники идеи направленной эволюции, удобно использовать ответ на следующий вопрос, поставленный одним из ее сторонников – Д. Н. Соболевым – по поводу эволюции: «Есть ли это накопление и подбор происходящих по всевозможным направлениям неупорядоченных и независимых элементарных изменений, которые сами по себе не предопределяют определенного хода филогенетического процесса, управляемого лишь отбором, или же эта элементарная изменчивость упорядочена и подчинена определенным законам, которые и предопределяют, независимо от отбора, направление эволюции?» [1, с. 24]. Если в концепции утверждается вторая возможность, то это означает, что она является концепцией направленной эволюции или ортогенезом. Такому представлению соответствует не менее 20 концепций. Они появлялись во всех развитых странах на всем протяжении истории эволюционной биологии в самых разных биологических дисциплинах (таблица).

Популярность идеи направленной эволюции росла на протяжении второй половины XIX в., достигла максимума в первой трети XX в., затем уменьшилась под давлением развития современного дарвинизма, но полного искоренения этой «ереси» не произошло (подробнее см. [2]). Работы, в которых в той или иной мере поддерживается идея направленной эволюции, продолжают появляться вплоть до настоящего времени (см., например, [3–5]).

Концепции направленной эволюции: вехи истории, авторы, основные понятия

Автор	Страна	Область эмпирических исследований	Название и/или основные понятия	Год(ы) основных публикаций
Карл Вильгельм фон Нэгели (Carl Wilhelm von Nägeli, 1817–1891)	Швейцария Германия	Ботаника, микроанатомия и физиология растений	Теория совершенствования, механико-физиологические основы теории эволюции	1856–1884
Рудольф Альберт фон Келликер (Rudolf Albert von Köllicker, 1817–1905)	Швейцария Германия	Гистология, зоология	Гетерогенез, теория совершенствования	1864–1872
Эдвард Дринкер Кооп (Edward Drinker Cope, 1840–1897)	США	Палеонтология, зоология	Батмизм, батмогенез, неоламаркизм	1868–1897
Карл Эрнст фон Баэр (Karl Ernst von Baer, 1792–1876)	Россия	Эмбриология	Целестремительное сотворение мира	1876
Вильгельм Хааке (Wilhelm Haacke, 1855–1912)	Германия	Зоология	Ортогенез	1893
Теодор Эймер (Theodor Eimer, 1843–1898)	Германия	Зоология	Ортогенез	1897
Чарльз Отис Уитмен (Charles Otis Whitman, 1842–1910)	США	Зоология	Ортогенез	1919
Данеэле де Роза (Daniele de Rosa, 1857–1944)	Италия	Зоология	Ологенез	1898–1931
Генри Фэрфилд Осборн (Henry Fairfield Osborn, 1857–1935)	США	Палеонтология	Аристогенез	1912–1934
Лев Семёнович Берг (1876–1950)	Россия	Ихтиология, география	Номогенез	1922–1926
Дмитрий Николаевич Соболев (1872–1949)	Россия	Палеонтология	Историческая биогенетика, биогенез	1914, 1924
Уильям Диксон Ланг (Лэнг) (William Dickson Lang, 1878–1966)	Великобритания	Палеонтология	Ортогенез	1910–1920-е
Ханс Пржибрам (Hans Przibram, 1874–1944)	Австрия	Эмбриология	Алогенез	1900–1920-е
Альфонс Лаббэ (Alphonse Labb�, 1869–?)	Франция	Зоология	Аллелогенез	1920-е
Андр� Львофф (Andr� Lwoff, 1902–1994)	Франция	Физиология, микробиология	Физиологическая редукция, ортогенез	1930–1940-е
Пьер Тейяр де Шарден (Pierre Teilhard de Chardin, 1881–1955)	Франция	Палеонтология	Ортогенез, принцип омега	1950
Ото Шиндельвольф (Otto Heinrich Schindewolf, 1896–1971)	Германия	Палеонтология	Типострофизм	1930–1950-е
Альбер Вандель (Albert Vandel, 1894–1980)	Франция	Зоология	Органицизм	1950–1960-е
Эмилио Агирре (Emilio Aguirre)	Испания	Палеонтология	Ортогенез	1958
Леон Круазат (Leon Croizat, 1894–1982)	Италия, США, Венесуэла	Ботаника, биогеография	Панбиогеография, биологический синтез	1960-е
Вольфганг Фридрих Гутман (Wolfgang Gutmann, 1935–1997)	Германия	Морфология животных	Франкфуртская школа конструкционной морфологии	1970–1990-е

Окончание таблицы

Эдуард Борисович Ахназаров (1933–2001)	Россия	Экономика	Контуры эволюции	1982, 2002
Антонио Лима де Фария (Antonio Lima de Faria)	Швеция	Цитогенетика	Автоэволюция, биологическая периодичность	1980–1990-е
Куниро Кавамура (Kuniro Kawamura)	Япония	Химия	Индивидуальность – автономность, шутайзей	1990–2003

Обычно это происходит за пределами англоязычной науки, которая в последние десятилетия развивается под лозунгами «эволюционного синтеза» или современного дарвинизма. Тем не менее в ней тоже можно найти намеки на ортогенез. Некоторые сторонники синтетической теории разрабатывают представление о том, что традиционная эволюционная схема «мутация-отбор» содержит пробел – путь от гена к признаку. На данном пути «аспекты, связанные с развитием», накладывают ограничения на проявление признака, и потому у организмов появляется предрасположенность варьировать только в определенных направлениях (см. [6, 7]). В этой связи современные западные теоретики «эволюционного синтеза» ссылаются на множество загадочных явлений, которые обозначают новыми терминами: «ограничения, обусловленные индивидуальным развитием» («developmental constraint») [8], «генеративные траншеи» («generative entrenchment») [9], «эпигенетические ловушки» («epigenetic traps») [10], «эволюционные защелки» («evolutionary ratchet»), «ограничение дизайном» («design limitation») [11], «ограничение развитием и дизайном» («development and design limits») [12], «спонтанная упорядоченность» («spontaneous order»), «кристаллизация жизни» («crystallization of life») [13], «эволюционная канализация» («evolutionary channelling»), «неслучайное появление вариантов» («non-random production of variants») [14], «ранняя “морфогенетическая” стадия эволюции» («early “morphogenetic” stage of evolution») [6] и др. Авторы этих понятий не считают себя сторонниками ортогенеза (многие из них даже и не знают о нем, пребывая в полной уверенности, что мысль об определенных направлениях эволюции – недавнее достижение науки) и делают все возможные реверансы в сторону дарвиновского представления об эволюции на основе случайной изменчивости, но все же заявляют о возможности самопроизвольной эволюции без отбора, которая происходит в определенных направлениях или о важной роли «внутренних» процессов в эволюции. Эти намеки на ортогенез обычно относятся или к гипотетическим организмам (моделированию без малейших попыток проиллюстрировать его реальными явлениями), или к очень отдаленному предкембрийскому прошлому – к тому времени, когда организмы были настолько простыми, что могли эволюционировать как минералы или иные неорганические объекты, или же к мельчайшим деталям строения некоторых организмов (например, пальцам саламандр или различиям в характере расположения пятен разных сегментов некоторых дрозофил). Таким образом, на передний план «эволюционного синтеза» исследования направленности не допускаются, но до сих пор устойчиво существуют «в тени» доминирующей парадигмы.

Аргументы сторонников идеи направленной эволюции. Для того чтобы обосновать свою точку зрения сторонники идеи направленной эволюции или намеков на нее обращались к анализу следующих явлений.

1. *Существование неадаптивных признаков.* Например, разные варианты типов симметрии, характера расположения и жилкования листьев трудно объяснить адаптацией. Однако подобные признаки разграничивают крупные таксоны растений, а значит, указывают на главные направления эволюции. Если они происходят вне зависимости от адаптации, то какие-то другие силы движут эволюцией.

2. *Конвергенции и/или параллелизмы* – черты сходства между организмами, принадлежащими к разным taxonам. Так, несколько групп головоногих моллюсков и фораминиферы демонстрируют большое сходство строения раковин. Подобные случаи далеко не всегда удается объяснить родством или приспособлением к одинаковым условиям: «...законы роста и постепенного закручивания первоначально прямой раковины, вероятно, одни и те же,

кому бы эта раковина не принадлежала – одноклеточной ли корненожке (...) или же высокоорганизованному представителю типа моллюсков» [15, с. 253].

3. *Ограничения изменчивости* – реальное число вариантов изменчивости меньше теоретически ожидаемого. В этой связи обычно приводились факты невозможности получить какую-либо породу домашних животных или сорт растений. Например, в отличие от куриц, гуси не могут варьировать так, чтобы можно было вывести гусей с большими хвостами, гусей с хохлами, шпорами и т. п. Наиболее известный пример из современных исследований – отсутствие голубоглазых дрозофил.

4. *Существование направлений эволюции, которые ведут к вымиранию, и инерция в эволюции*: в ряде случаев группы эволюционируют в определенном направлении, даже если направление нирационально. Например, в эволюции нескольких групп мышаков отмечена общая черта: количество кальция увеличивается, стекни скелета каждой особи колонии становятся все толще и толще, пространство для внутренних органов уменьшается, жизнь мышаков делается невыносимой, и они вымирают (см. [16]). Как будто бы они сами себе строят могилу, будучи неспособными эволюционировать как-то иначе или не эволюционировать вовсе.

5. *Новообразования в эволюции*. Отбор и адаптация объясняют эволюцию уже существующих органов, а появление новых органов данными процессами не объяснить. Значит, нужно искать какие-то иные объяснения главных движущих сил эволюции. В связи с этим некоторые сторонники ортогенеза обращали внимание на явления предварения признаков – на ранних этапах эволюции какой-либо группы появляются органы или их зачатки, которые исчезают на следующих стадиях эволюции, но затем возникают снова либо как адаптация, либо как выход на новый этап эволюционного развития [17]. Нечто сходное с «предварением» представляет собой появление «аристогенов» [18] – органов, которые бесполезны сами по себе, но создают предпосылку для развития «полезных» органов у далеких потомков их обладателей. В отличие от «предваряющих» особенностей они не исчезают у ближайших потомков, а продолжают развиваться, но долгое время в этом процессе не наблюдается приспособительного значения. Так, например, рога считаются полезной особенностью, но у предков рогатых животных вместо рогов были только небольшие бугорки, которые не приносили никакой пользы, но тем не менее развивались.

Мистика или наука? В дискуссиях об ортогенезе очень часто фигурируют такие понятия как телеология, витализм, идеализм, метафизика и т. д. Однако они обычно четко не определяются и приводятся без ссылок на первоисточники. Поэтому дискуссии становятся крайне непродуктивными. Некоторую ясность можно внести только в отношении связи витализма и ортогенеза, потому что «система витализма» была четко изложена в то же время, когда усиленно развивались концепции направленной эволюции, и нетрудно провести сравнительный анализ. Автор системы витализма – немецкий эмбриолог Ганс Дриш (Hans Adolf Eduard Driesch, 1867–1941) – определил его суть как выяснение того, можно ли свести биологические процессы к тем, которые известны из других естественных наук, или же живое обладает определенным своеобразием – «автономностью». При этом он осторожно высказывался по этому поводу, так как стремился исследовать, а не утверждать доктрину. Виталисты конца XIX – начала XX вв. не причисляли основных авторов концепций направленной эволюции к своим единомышленникам, хотя и признавали ценность их трудов, поскольку они внесли вклад в дело критики теории естественного отбора. Противоречия витализма и ортогенеза очевидны: в то время как виталисты постулировали существование особых биологических процессов, несводимых к явлениям неорганического мира, авторы ортогенеза всячески подчеркивали как раз обратное. Они были более склонны к противоположной крайности: анализу биологического материала по аналогии с процессами химии и физики, которые описываются предельно точными материалистическими или даже механистическими законами [19].

В дальнейшем оценка витализма в биологии претерпела удивительный метаморфоз: идеи приблизить биологию к точным наукам приобрели репутацию виталистических, а утверждение исключительного своеобразия биологических процессов и их принципиального отличия от химических и физических приобрело статус общепризнанной идеологии биологии, которая всеми силами отрещивается от малейших намеков на витализм. Механизм и витализм уже давно поменялись местами в биологии, и обсуждение этих философских концепций в настоящее время совершенно непродуктивно в отношении эволюционной теории. Его нередко называют плаванием между Сцилой и Харибдой [20, 21].

В трудах авторов теории направленной эволюции иногда упоминались телеология, мистика, идеализм и т. п., но обычно не в качестве того, что они хотели бы обосновать. Они

усматривали эти грехи в работах других авторов, в том числе и друг друга. Так, например, Келлиker обвинил теорию естественного отбора в телеологии, поскольку она исходит из того, что все мелочи в организме сотворены для его пользы. Нэгели в 1860-е годы полемизировал по этому поводу и с Дарвином, и с Келлиkerом. По его мнению, все же некоторые полезные признаки бывают. Самого Нэгели также обвиняли в мистике, причем среди обвинителей оказался и тот ученый, кто, казалось бы, был его ближайшим единомышленником – Эймер. По мнению последнего, прямое влияние среды – материальный фактор, а самопроявительные превращения – мистика. Эймер также не избежал подобных оценок. Например, Уитмэн утверждал, что очень трудно отказаться от мнения, что идеи Эймера – новая телеология. Хотя в то же время сам Уитмен в качестве итога своих многолетних исследований указывал «доказательство реальности ортогенеза», при том что не причислял себя ни к последователям Эймера, ни к «телеологам». Противоречивость подобных комментариев лишний раз демонстрирует, что они являются скорее эмоциональной оценкой и лежат где-то в стороне от научной дискуссии. Некоторых авторов концепций направленной эволюции действительно привлекала нематериалистическая философия и/или религия (П. Тейяр де Шарден, Э. Дакке), но подавляющее большинство работ о направленности выдержано в научном стиле.

Сходство (но не родство) концепций витализма и направленной эволюции состоит в том, что они помещают в центр внимания труднообъяснимые особенности эволюционного процесса. Это обстоятельство привело к тому, что сторонники идеи направленной эволюции обычно довольно нечетко высказывались о механизмах направленности. Они нередко признавали, что такие механизмы пока остаются неизвестными (как, например, Г. Осборн). Некоторые авторы верили в потусторонние силы (Э. Дакке, П. Тейяр де Шарден). Одни авторы высказывали надежду на то, что вопрос о механизмах направленности прояснит знания о молекулярных основах биологии (Л. С. Берг, Л. Платэ), другие, напротив, апеллировали к процессам космического масштаба (Д. Н. Соболев). Чаще всего сторонники направленной эволюции сводили объяснение к утверждению того, что направленность обусловлена теми же процессами, что и явления неорганической природы. В этой связи особенно интересны работы Дарси Томпсона о росте и форме [22], который хоть прямо и не обращался к проблеме ортогенез – дарвинизм, но критиковал дарвинизм и приходил к выводам, которые вполне соответствуют идеи направленной эволюции (его работы иногда цитируются как «ортогенез», [23]). Дарси Томпсон поставил себе задачу проследить соответствие всех биологических явлений математическим формулам и законам физики. Он 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. Например, асимметрия черепа дельфина соответствует характеру потоков жидкостей внутри и снаружи тела, которые появляются в процессе движения. В отличие от рыб, китообразные совершают движения, напоминающие движение гребного винта, и поэтому появляется «спиральный компонент локомоции», который и вызывает асимметрию потоков. Другой примечательный пример представляют собой спикулы губок и радиолярий. Полемизируя с Геккелем, 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.

Таким образом, 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. В связи с этим некоторые аспекты эволюционного процесса удается охарактеризовать как рост числа «запрещений» к определенным вариантам (см. [24]). Так, 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 существа зависят от поступления множества самых разнообразных сложных органических веществ – главным образом белков и витаминов [25], и они уже не могут сильно варьировать в этом отношении, 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. Основные типы или планы строения произошли в докембрии, а потом только видоизменялись, выявляя заложенные в типе возможности.

Следовательно, вполне возможно, что «запрещения», которые в конечном счете сводятся к химическим и физическим процессам, и приводят к формированию определенных направлений в эволюции. Однако кроме них есть еще и неведомая сила, которая движет эволюцию по «дорогам», созданным ограничениями. Для ее характеристики авторами концепций направленной эволюции было введено много «мистических» терминов – батмизм, аристогенез, автономический ортогенез и т. д., а их противниками – много «немистических» терминов – векторизация, канализация, затвердение и т. п. Современные теоретики продолжают оттачивать свое мастерство в словотворчестве и поиске подобных процессов, хотя в настоящее время это уже излишне, потому что уже известно, что изменчивость обладает свойствами, которые соответствуют постулировавшейся авторами ортогенеза неведомой силе: изменчивость происходит неизбежно и постоянно. Организмы не могут воспроизвести 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. Значит, даже если вид уже хорошо приспособлен к окружающей среде и условия среды остаются неизменными, он все равно меняется со временем. При этом он изменяется в определенных направлениях из-за ограничений изменчивости, даже если сформировавшиеся направления нерациональны и ведут к вымиранию. Если указанные процессы действенны в эволюции, то роль естественного отбора незначительна, 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 собратьев.

Заключение. Концепции направленной эволюции создавались в различных странах на всем протяжении развития эволюционной биологии в контексте самых разных биологических дисциплин вплоть до современности, но всякий раз они отвергались «большинством голосов». Это в первую очередь связано с тем, что концепции направленной эволюции обращали внимание на труднообъяснимые явления – неадаптивные признаки, параллелизмы, нерациональные направления эволюции и неизбежность вымирания, возникновение новых органов – и потому оказывались неудобными для исследователей.

Из-за активной критики за концепциями ортогенеза прочно укрепилась репутация витализма. Но витализм можно усмотреть практически в любой эволюционной концепции, в том числе и в утверждениях современных дарвинистов об исключительном своеобразии биологии по сравнению с другими науками и невозможности свести объяснения явлений жизни к явлениям неорганической природы. Идея существования непознанных особых свойств живого является сущностью витализма. Большая часть авторов концепций направ-

ленной эволюции придерживались скорее противоположной позиции: они стремились показать, что биологические явления определяются теми же процессами, которые действуют и в неорганическом мире, и пытались выявить в биологии обобщения, аналогичные обобщениям физики, химии и астрономии.

В настоящее время представляется возможным охарактеризовать механизм направленности эволюции в абсолютно немистических терминах и тем самым «реабилитировать» ортогенез: в ходе эволюции организмы стремятся воспроизвести свои копии, однако они не могут воспроизводить свои абсолютно точные копии неопределенно долгое время, потому вид неизбежно меняется в ходе смены поколений его представителей, даже если он уже хорошо приспособлен к окружающей среде, и при этом поскольку организмы варьируют только в определенных направлениях из-за физических и химических ограничений, то и вид меняется в тех же направлениях, даже если сформировавшиеся направления нерациональны и ведут к вымиранию.

Summary

Popov I. Yu. The directed evolution idea: history and theory.

The concepts of directed evolution regularly appeared over the whole history of evolutionary biology in various countries in the framework of different biological disciplines. The paper focuses on the main arguments of the advocates of these concepts, as well as on the formulation of the directed evolution mechanism.

Литература

1. Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Симферополь, 1924.
2. Попов И. Ю. Ортогенез против дарвинизма. Историко-научный анализ концепций направленной эволюции. СПб., 2005.
3. Корочкин Л. И. Гены, онтогенез и проблемы эволюционного развития // Эволюционная биология / Под ред. В. Н. Стегния. Томск, 2001. Т. 1.
4. Коваленко Е. Е. Альтернатива концепции Дарвина // В тени дарвинизма. Альтернативные теории эволюции в XX веке / Под ред. Г. С. Левита и др. СПб., 2003.
5. Попов А. В. О кризисе синтетической теории эволюции и его причинах // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 7: Геология, география. 2006. Вып. 2.
6. Arthur W. The origin of Animal Body Plans. A study in evolutionary developmental biology. Cambridge, 1997.
7. Hall B. Evolutionary developmental biology. London, 1998.
8. Maynard Smith J. et al. Developmental constraints and evolution // The Quarterly Review of Biology. 1985. Vol. 60.
9. Wimsatt W. Developmental constraints, generative entrenchment, and the innate-acquired distinction // Integrating Scientific Disciplines / Ed. by W. Bechtel. Dordrecht, 1986.
10. Arnold S. How do complex organisms evolve? // Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates / Eds. D. Wake, G. Roth. New York, 1989.
11. Wake D. Homoplasy: the result of natural selection or evidence of design limitation? // Amer. Naturalist. 1991. Vol. 138.
12. Arnold S. J. Constraints on phenotypic evolution // Amer. Naturalist. 1992. Vol. 140/Suppl.
13. Kauffman S. The origins of order: self-organization and selection in evolution. New York, 1993.
14. Schwenk K. An utilitarian approach to evolutionary constraint // Zoology. 1995. Vol. 98.
15. Филиченко Ю. А. О параллелизме в живой природе // Успехи современной биологии. 1924. Вып. 4.
16. Taylor Paul D. W. D. Lang, orthogenesis and the evolution of Cretaceous crinimorph bryozoans // Annals of Bryozoology / Eds. P. Jackson, M. Jones. Dublin, 2002.
17. Берг Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей // Труды Геог. ин-та. Пб., 1922. Т. 1.
18. Osborn H. F. Aristogenesis, the creative principle in the origin of species // Amer. Naturalist. 1934. Vol. 68.
19. Дриш Г. Витализм. Его история и система / Пер. с нем. А. Г. Гурвича. М., 1915.
20. Бердышев Г. Д., Сипливинский В. Н. Первый сибирский профессор ботаники Коржинский. К 100-летию со дня рождения. Новосибирск, 1961.
21. Gutmann M., Weingarten M. Grundlagen von Konstruktionsmorphologie und organismischer Evolutionstheorie // Aufsaetze und Reden senck. naturf. Ges. 1992. Bd 38.
22. Thompson D. W. On growth and form. Cambridge, 2004.
23. Bookstein F. L. Orthogenesis of the hominids: an exploration using biorthogonal grids // Science. 1977. Vol. 197, N 4306.
24. Заварзин Г. А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. М., 1974.
25. Lwoff A. L'évolution phisiologique. Étude des pertes de fonction chez les microorganisms // Actual. Sc. Industr. 1943. N 970.

Статья поступила в редакцию 13 июня 2006 г.