

АКАДЕМИК АРМЕН ТАХТАДЖЯН И РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

Я.М. Галл

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники
им. С.И. Вавилова РАН, Санкт Петербург, Россия

Эл. почта: gall1946@mail.ru

Статья поступила в редакцию 04.03.2017; принята к печати 05.04.2017

Предложен анализ вклада одного из крупнейших ботаников А.Л. Тахтаджяна в эволюционную теорию. Его идеи о роли неотении и макромутаций в эволюции растительного мира опередили время в период господства градуализма и сыграли важнейшую роль в формировании более широкой версии эволюционной теории по сравнению с синтетической теорией эволюции.

Ключевые слова: Армен Тахтаджян, эволюционная теория, неотения, макромутации.

ACADEMICIAN ARMEN TAKHTADJAN AND THE DEVELOPMENT OF EVOLUTIONARY THEORY

Ya.M. Gall

Saint Petersburg Branch, Institute of History of Science and Technology, Russian Academy of Sciences.

Saint-Petersburg, Russia

E-mail: gall1946@mail.ru

The article offers an analysis of the contribution made by A.L. Takhtajan, one of the foremost botanists, to the evolutionary theory. Armen Takhtajan's ideas about the importance of neoteny and macro-mutations in plant evolution run ahead of the time when gradualism dominated in science. They played a key role in developing of a broader approach to evolution compared to that inherent in the synthetic evolutionary theory.

Key words: Armen Takhtajan, evolutionary theory, neoteny, macro-mutation.

Посвящается светлой памяти Алисы Григорьевны Давтян (1924–2005)

В 2007 г. вышла в свет книга А.Л. Тахтаджяна под названием: «Грани эволюции: Статьи по теории эволюции (1943–2006 гг.)» [7]. Этот сборник важнейших работ Армена Леоновича по теории эволюции можно рекомендовать вниманию биолога любой специальности.

В современной историко-научной литературе, посвященной эволюционному синтезу, среди его создателей называется имя лишь одного ботаника – Дж. Стеббинса. Этому замечательному ученому посвящена специальная литература о его вкладе в эволюционный синтез [1, 9], и его имя всегда фигурирует в обобщающих трудах по теории эволюции. Вклад Стеббинса в создание эволюционного синтеза обычно связывают с публикацией его книги в 1950 г. под названием: «Вариация и эволюция у растений» [10]. Л.А. Тахтаджян свою первую работу по теории эволюции [3] опубликовал в Ереване еще в 1943 г.; она, к сожалению, не была переведена на английский язык. В этой монографической статье фактически были очерчены все основные эволюционные идеи, которые он последовательно развивал на протяжении своей жизни, наполняя их новым материалом, практически из всей ботаники, зоологии, генетики, биологии развития и теории общих систем. Сам он полагал, что лишь дополняет синтетическую теорию эволюции в той ее ча-



Академик Л.А. Тахтаджян
(1910–2009)

(фотография из архива редакции журнала
«Биосфера»)

сти, которая связана с происхождением крупных таксонов, и не претендовал на создание своей особой теории эволюции. Думается, однако, что это не совсем так. В период создания эволюционного синтеза с упором на эволюционную роль малых мутаций и жесткого градуализма, построенного на экстраполяциях микроэволюционных процессов на весь ход эволюционного процесса, Л.А. Тахтаджян вышел из этих традиционных рамок. Он ближе стоит к современной эволюционной теории, чем к эволюционному синтезу 1930–1950-х гг., так как акцентировал внимание на теме генетика – развитие – эволюция, которая в последнее время фигурирует в научной литературе под обозначением *Evo-Devo*. Начиная с 1990-х гг. становилось все более понятным, что вряд ли можно построить удовлетворительную теорию макроэволюции, если игнорировать упомянутую триаду.

До выхода статьи Л.А. Тахтаджяна никто из ботаников не использовал теорию архаллакисов А.Н. Северцова. Ботаники также не использовали идеи В. Гарстанга и Г. де Бира о роли неотении или педоморфоза в происхождении крупных таксонов. Теория архаллакисов Северцова практически не была воспринята даже зоологами. И это вполне понятно. Северцов настаивал на том, что очень часто наследственные изменения возникают на самых ранних стадиях эмбрионального развития, резко меняют ход индивидуального развития и тем самым имеют огромные эволюционные последствия. Но к моменту выхода статьи Л.А. Тахтаджяна уже была создана теория стабилизирующего отбора И.И. Шмальгаузена, которая практически целиком была построена на изменениях конечных стадий онтогенеза (надставки, или анаболии по Северцову). Теория Шмальгаузена в своей макроэволюционной части хорошо объясняла автономизацию онтогенеза у позвоночных животных. Шмальгаузен развивал важные идеи об организме как целом в индивидуальном и историческом развитии, и это вполне гармонично объяснялось теорией стабилизирующего отбора. Теория Шмальгаузена создавалась в рамках градуализма, который стал важным атрибутом синтетической теории эволюции.

Достижения Шмальгаузена Л.А. Тахтаджян никогда не отрицал и всячески использовал при объяснении коэволюции цветка энтомофильных растений и насекомых опылителей. Правда, он предпочитал пользоваться термином «стандартизирующий отбор». Но сам мир растений диктует новые возможности в познании причин и хода макроэволюции. У растений слабо интегрированный онтогенез, прикрепленный образ жизни, часто возникают макромутации, которые ботаники обычно называют тератологическими изменениями, и все эти важнейшие особенности, по Тахтаджяну, нельзя игнорировать при обсуждении процессов макроэволюции.

Тахтаджян на огромном ботаническом материале показал, что эволюция растительного мира очень часто шла на основе архаллакисов в силу как раз слабой ин-

теграции онтогенеза. При этом он гармонично связал теорию Северцова и теорию макромутаций. Размер наследственной вариации влияет на время ее проявления. Тахтаджян сразу же ушел от классического градуализма и продемонстрировал огромную прерывистость в эволюции органов растений. Все метамерные структуры, например, число листьев в мутовке или число тычинок в циклическом андроеце, могли эволюционировать на основе резких наследственных изменений на самых ранних стадиях эмбриогенеза. Тахтаджян показал, что теория архаллакисов Северцова и теория макромутаций лучше подходят для объяснения эволюции растений, чем животных. Главная причина состоит в том, что онтогенез у растений слабо интегрированный и макромутации не всегда ведут к летальному исходу. «Путем эмбрионального изменения может эволюционировать не только число структур, но и их форма, расположение и строение. Весь эволюционно-биологический смысл наследственных изменений зачатков сводится к тому, что морфогенез данной структуры оказывается измененным с его старта» [3]. Такие резкие изменения на начальных стадиях онтогенеза, по Тахтаджяну, дают возможность уйти от тупиков специализации. Если бы эволюция шла лишь на основе изменений конечных стадий онтогенеза, то она очень быстро пришла бы к своему финалу по одной простой причине: нарастающая специализация и вымирание.

Но финал эволюции «заблокирован» не только возможностью изменений на любых стадиях индивидуального развития, но еще одним очень важным механизмом. Особое место в эволюции растительного мира, как показал Тахтаджян, играла неотения (сохранение «инфантильных» черт во взрослом состоянии). Опираясь на первоклассную зоологическую литературу (В. Гарстанг, Г. де Бир, Н.К. Кольцов), Тахтаджян сумел уже в первой общебиологической работе показать, что сохранение ювенильных черт во взрослом состоянии или «обрывающийся онтогенез» лежит в основе эволюции всех покрытосеменных растений. «Во многих случаях автогенное вытеснение конечных фаз начальными и промежуточными приводит постепенно как бы к преждевременному завершению онтогенеза, когда более примитивная предшествующая стадия превращается в дефинитивную. Такие “обрывающиеся онтогенезы”, или неотении, распространены как среди животных¹, так и среди растений и играют крупную роль в тератологии, так и в эволюции» [3]. Неотении очень способствует дегенерация (водные, покрытосеменные растения). Здесь исчезает много специализированных органов (подавление развития главного корня), редуцируется сосудистая система, и упрощаются органы всей вегетативной сферы. «Хорошим примером неотении служит вторичное приспособление к воде и крайняя редукция и упрощение

¹ См. статью на с. 242–260 этого номера (*прим. ред.*).

одного из типичных ветвей однодольных, – маленькое семейство рясковых. Эти маленькие растения так сильно упрощены в своей организации и так мало похожи на другие покрытосеменные, что кажутся странными водорослями, чем цветковыми» [3].

Неотенические процессы могут охватить как весь организм, так и отдельные его органы. По Тахтаджяну, появление многих высших таксонов сосудистых растений – до классов и отделов – произошло, вероятно, путем неотении. Армен Леонович был убежден, что цветковые растения самым своим происхождением обязаны неотении. Неотенией можно объяснить не только происхождение вегетативных органов и цветков покрытосеменных, но также происхождение крайне упрощенных и специализированных гаметофитов. Мужской гаметофит цветковых растений, состоящий из двух только клеток, является самым упрощенным среди высших растений. Утрату проталлиальных клеток и антеридиев можно объяснить лишь неотенией, то есть резким сокращением онтогенеза мужского гаметофита и выпадением всех его стадий, за исключением самой ранней – двуклеточной стадии.

Женский же гаметофит цветковых растений значительно менее упрощен, чем мужской. Но он также представляет собой «кифатильную» структуру, без всяких следов архегониев.

Особенно интересен анализ Арменом Леоновичем роли ярусной неотении в происхождении травянистых растений. Стебли – первые годичные кольца соответствующих древесных форм. Очень важна редукция вторичной древесины в результате уменьшения камбиальной активности. «Травянистый стебель похож на первые годичные кольца родственных древесных форм» [3]. По Тахтаджяну, весь процесс редукции от древесного типа к травянистому сводится по существу к постепенной фиксации «травянистых» структур древесного стебля.

Тема происхождения травянистой растительности от древесных затрагивается во многих публикациях Армена Леоновича. Приведем одну из последних и наиболее полных трактовок автора. В книге 1991 г. [11], из знаменитой колумбийской серии, где были изданы книги Ф. Добржанского и Дж. Стеббинса, Л.А. Тахтаджян подверг происхождение трав от деревьев широкому эволюционному и экологическому анализу. Первые травы, вероятно, произошли уже в самом начале эволюции покрытосеменных, но происхождение трав шло быстро и в широком масштабе. Эволюционная трансформация древесных форм в травянистые имела место в условиях большого разнообразия климатических, эдафических и биотических условий. Бесконечное число трав произошло в тропиках. Но и холодный климат полярных регионов был чрезвычайно важен в происхождении трав. Многие кустарники и многолетние травы возникли в полярных и высокогорных регионах и были хорошо адаптированы к этим условиям. В противоположность

полярным регионам и высокогорью, в аридных зонах развилась масса однолетних форм. Флора определенных типов пустынь состоит главным образом из однолетних трав, способных использовать очень короткий благоприятный сезон с максимальной интенсивностью. Травы не только произошли очень быстро, но и эволюционировали очень высокими темпами и совершили невиданную экологическую экспансию. Развитие цветковых травянистых растений имело исключительное значение в эволюции травоядных млекопитающих и наземных птиц. Широкое расселение трав привело к образованию гумуса из их корневой части, а в степях образовался чернозем [11, р. 24–25].

Ярусная неотения может быть вызвана также чисто экспериментальным путем. Согласно Тахтаджяну, так называемые «юношеские» формы хвойных демонстрируют работу садоводов по генетическому закреплению неотении. «Черенки, взятые из самых первых боковых побегов проростка, дают растения с совершенно новыми побегами, чем нормальные взрослые экземпляры тех же видов. В садоводстве хорошо известны юношеские формы кипарисовых» [3].

Уже в статье 1943 г. Тахтаджян предложил самый широкий анализ неотении в эволюции растительного мира. Неполнота геологической летописи, по Тахтаджяну, объясняется не только еще не открытыми переходными формами, потому что их попросту могло не быть. «Отсутствие переходных форм между многими крупными группами объясняется не только неполнотой геологической летописи, но также и тем, что в эволюции высших таксонов крупную роль играет неотения. Остановка онтогенеза и изменение его новой конечной фазы приводит к тому, что взрослые организмы получают резко выраженные новые признаки» [3]. Более того, «омоложенный» таксон получает и высокие темпы эволюции.

Феномен неотении или педоморфоза был проанализирован Арменом Леоновичем на самом высоком философском и социокультурном уровнях в монографии по тектологии [6]. Он обобщил важнейший материал, демонстрирующий роль неотенических преобразований в становлении человека и человеческого общества. Особенно интересен анализ Арменом Леоновичем становления общественных институтов, которые формировались просто как игра по определенным правилам.

Тахтаджян в одной монографической статье 1943 г. ставил и решал самые трудные и кардинальные проблемы макроэволюции: органогенез, происхождение таксонов выше уровня вида, темпы эволюции, уход от специализации, причины несовершенства геологической летописи.

При анализе уже первой основополагающей эволюционно-биологической статьи Тахтаджяна становится вполне очевидным, что биолог-эволюционист, независимо от узкой специальности, должен быть способен использовать оригинальные идеи независимо от той

области, где они возникли. Лишь в этом случае можно ожидать прорыва в такой сложной междисциплинарной науке, какой является эволюционная теория.

Для развития эволюционной теории особое значение имела статья Тахтаджяна 1983 г. [5], где не только широко на обширнейшем материале далее развита идея о роли неотении в происхождении крупных таксонов, но также отчетливо поставлен вопрос об эволюционной роли макромутаций. Более того, Армен Леонович с целью показать исключительно важную роль макромутационных процессов в эволюции растительного мира отказался даже от термина «макроэволюция», а использовал термин неокатастрофистов «макрогенез». Но удивительно и то, что «ересь» Рихарда Гольдшмидта о «системных мутациях» или о «перспективных монстрах» он уже прямо терминологически использовал в основополагающей статье 1947 г., посвященной принципам эволюционной систематики [4].

В статье 1983 г. все явления, происходящие в результате неотении и архаллакисов, включены в более общее название – макромутации. Иначе говоря, все крупные эпигенетические изменения он обозначил макромутациями. Макромутация – термин, имеющий очень много толкований в теории эволюции и в генетике. Тахтаджян использовал его в широком биологическом смысле для обозначения резких изменений в фенотипе.

По Тахтаджяну, происхождение высших растений от зеленых водорослей, голосеменных от примитивных разноспоровых папоротников, однодольных от двудольных можно объяснить на основе макромутаций. Радикальность мысли Армена Леоновича видна и при анализе монотипных родов. Это не реликты, как принято считать в ботанике и в зоологии, а чаще всего виды, возникшие сравнительно недавно на основе одной резкой мутации, что обрывает какие-либо переходы в признаках по отношению к близкородственным видам. Самым трудным вопросом о возможности эволюции на основе макромутаций является вопрос, как они могут закрепиться, то есть создать свою экологическую нишу. По Тахтаджяну, благоприятные условия для формирования новых таксонов на основе макромутаций создают горо- и вулканообразования. Обедненная биота снимает пресс конкуренции.

Мысль об обедненной биоте, создающей возможность колонизации макромутантами обширных территорий, проводится Арменом Леоновичем очень последовательно. Около 63 млн лет назад на границе мелового периода и палеоцена произошло массовое вымирание животных и растений: около 75% видов растений и животных вымерло. В это время вымерли и динозавры. Но мало кто вспоминает, что всего лишь 70–74 тыс. лет назад активная вулканическая деятельность покрыла землю вулканической пылью, что также привело к массовому вымиранию. На грани вымирания оказался и сам человек. Такое резкое обеднение биоты, по Тахтаджяну, могло в связи со спадом конкуренции привести к колонизации многих ареалов «перспективными монстрами».

По существу эволюционные идеи А.Л. были направлены на то, чтобы утвердить в теории эволюции идею сальтационного, а не только градуального происхождения таксонов любого ранга. Все эти фундаментальные идеи были маргинальными в теории эволюции. После работ А.Л. эволюционный синтез или расширился, как он полагал, или преобразовался в более современную теорию.

Армен Леонович скромно подчеркивал, что стремился лишь дополнить синтетическую теорию эволюции (СТЭ) морфологией. Это не совсем так. Он осуществил гигантский синтез морфологии с генетикой, молекулярной биологией, экологией и геологией. Именно он внес большой вклад в преобразование СТЭ в современную более широкую теорию эволюции, включая идеи о важнейшей эволюционной роли макромутаций в макроэволюции, что совершенно отсутствовало в СТЭ.

Конечно же, в ботаническом мире Армен Леонович почитается как крупнейший систематик высших растений, глобальный фитогеограф, морфолог растений. Уже на сотом году жизни Армена Леоновича вышла его книга объемом более 900 страниц под названием «Цветковые растения» [12]. Предисловие к книге было написано крупнейшим американским ботаником Питером Райвеном. Предисловие заканчивается словами: «Эта книга, последняя работа большого ученого, представляет собой кульминацию его исследовательского опыта. Важно упомянуть, что эта книга суммирует идеи и понимание научной жизни одного из наиболее способных и влиятельных ботаников нашего времени» [2].

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Полевой АВ. Джордж Ледьярд Стеббинс и эволюционный синтез. В кн.: Колчинский Э.И., ред. Создатели современного эволюционного синтеза. СПб.: Нестор-История, 2012. с. 599-622.
2. Рэйвен П. Предисловие ко второму изданию книги Л.А. Тахтаджяна «Цветковые растения». Биосфера. 2010;2:1-2.
3. Тахтаджян АЛ. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений (этюды по эволю-

- ционной морфологии). Научные труды Ереванского государственного университета им. В.М. Молотова. 1943;(22):71-167.
4. Тахтаджян АЛ. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике. Бюлл МОИП Отд биол. 1947;52(5):95-120.
 5. Тахтаджян АЛ. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира. Ботанический журнал. 1983;68(12):1593-603.
 6. Тахтаджян АЛ. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб.: СПХФА, 2001.
 7. Тахтаджян АЛ. Грани эволюции. Статьи по теории эволюции (1943–2006 гг.). СПб.: Наука, 2007.
 8. Тахтаджян АЛ. Основные векторы эволюции цветковых растений (критерии оценки относительной степени их прогресса). Биосфера. 2010;2:3-33.

Общий список литературы/Reference list

1. Polevoy AV. [George Ledyard Stebbins and Evolutionary Synthesis]. In Kolchinsky YeI, ed.: *Sozdateli Sovremennogo Evolutsionnogo Sinteza*. Saint Petersburg: Nestor-Istoriya, 2012. p. 599-622. (In Russ.)
2. Raven PH. Foreword. In: Takhtajan A. *Flowering plants*. 2nd edition. NY: Springer, 2009. p. I-IX.
3. Takhtajan AL. [Correlations between ontogeny and phylogeny in the flowering plants]. *Nauchnye Trudy Yrevanskogo Gosudarstvennogo Universiteta im. V.M. Molotova*. 1943;(22):171-67. (In Russ.)
4. Takhtajan AL. [Principles, methods and symbols of the phylogenetic constructions in the botany]. *Bulleten MOIP Otdel Biol*. 1947;52(5):95-120. (In Russ.)
5. Takhtajan AL. [Macroevolutionary processes in the history of plant world]. *Botanicheskiy Zhurnal*. 1983;68(12):1593-603. (In Russ.)
6. Takhtajan A. *Printsipy Organizatsii i Transformatsii Slozhnykh Sistem: Evolutsionnyi Podkhod*. [Principles of Organization and Transformation of Complex Systems: An Evolutionary Approach]. Saint Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskoy Khimiko-Farmatsevticheskoy Akademii; 2001. (In Russ.)
7. Takhtajan AL. *Grani Evolutsii. Stat'i po Teorii Evolutsii (1943–2006 gg.)*. Saint Petersburg: Nauka; 2007. (In Russ.)
8. Takhtajan AL. Main vectors of evolution in flowering plants (the criteria used in evaluating the relative degree of their advancement). *Biosfera*. 2010;2:3-33. (In Russ.)
9. Smocovitis V. *Botany and the Evolutionary Synthesis: The Life and Work of G. Ledyard Stebbins*. Ithaca, NY: Cornell University Press, 1988.
10. Stebbins GL. *Variation and Evolution in Plants*. NY: Columbia Univ. Press, 1950.
11. Takhtajan A. *Evolutionary Trends in Flowering Plants*. NY: Columbia Univ. Press, 1991.
12. Takhtajan Armen. *Flowering plants*. 2nd edition. NY: Springer, 2009.



