

МІНЛИВІСТЬ, ЗМІНЮВАНІСТЬ, ЕВОЛЮЦІЯ

Представлено результати теоретичного осмислення явищ мінливості та змінюваності. З загальнобіологічних позицій розглянуто взаємовідносини мінливості та природного добору (ПД), мінливості і норми, мінливості і змінюваності, значення мінливості у створенні біорізноманіття. З означених позицій ПД «працює» з одного боку, враховуючи запити кругообігу речовин та потоків енергії в даний період часу, з іншого, – маючи в розпорядженні певний спектр мінливості компонентів кругообігу. Мінливість визначається як кількісні варіації ознак чи параметрів структур, об'єктів, явищ у межах системи однієї якості чи рівня організації. Якщо допустити, що мінливість виходить за ці межі, то категорія мінливості переходить в категорію різноманіття (біорізноманіття). Норма – стан гомологічних органів, організмів і надорганізованих утворень, які відрізняються рядом кількісних характеристик, зберігають і виконують властиві їм функції в організмі, надорганізованих структурах, кругообігах. Слід мати на увазі, що поряд з нормою будови, існує і норма функціонування, що мінливість – норма для Природи, яка не терпить не тільки пустоти, а й одноманіття. Якби мінливість хоча б в окремих випадках не приводила до змінюваності біологічних об'єктів, вона не мала би біологічного сенсу.

Ключові слова: мінливість, норма, змінюваність, кругообіг речовин і енергії, природний добір.

Постановка проблеми, аналіз останніх публікацій. Відомий вислів Геракліта (544–483 років до н.е.), що все тече, все змінюється, зроблений 2,5 тисячі років тому, хоч і сприймається нині як щось зрозуміле саме собою, є одним з найбільших узагальнень природознавства, – в ньому звучить еволюційна ідея.

Спостережень і фактів про мінливість об'єктів і явищ природи, як і в людському суспільстві, було безліч і до Ч. Дарвіна, але вважається, що науковий інтерес до явища мінливості проявився саме в його роботах.

Цікаві відомості на цю тему викладає Я. Галл у коментарях до видання книги Ч. Дарвіна «Походження видів шляхом природного добору» [3]. З них випливає, що спочатку Ч. Дарвін цілком розділяв концепції Ліннея, Ламарка, Лайеля про «економію-природи», з яких випливало, що вільних місць в природі не існує, а види абсолютно адаптовані до свого місця в природі. Отже: нові види не можуть виникати природним шляхом, бо не мають місця в природі; мінливість організмів обмежена, бо вона може лише зіпсувати досконале. Такі уявлення вступали в протиріччя з думками Ч. Дарвіна про природний добір. Він шукає вихід із цих суперечностей і під тиском фактів вже в 40-х роках 19 ст. приходять до висновку про широко поширену, необмежену мінливість, що відкривало широкі можливості для розвитку ідеї теорії природного добору, походження видів і еволюції.

Необхідно звернути увагу на особливості опису Ч. Дарвіном природного добору: він наче одухотворяє його. Добір у Дарвіна «розслідує ...», «діє ...», «працює над удосконаленням ...», «використовує зміни ...», «адаптує ...» та ін. Такий стиль або модус опису добору вважаємо прийнятним і запозичуємо його у Ч. Дарвіна.

Спочатку багатий матеріал по мінливості окремих структур, органів, систем органів, організмів давала порівняльна морфологія; мінливості на різних таксономічних рівнях і надорганізованих структур – популяційна морфологія [17]. Свій внесок зробили і інші науки. В результаті нині матеріал щодо мінливості настільки величезний і різноманітний, що узагальнити і систематизувати його вкрай складно, а то й неможливо. Не менш складною є задача теоретичного осмислення цих матеріалів.

Уявлення про масштаби і різноманітність мінливості дає монографія О. В. Яблокова [17] щодо мінливості ссавців. Подібні роботи щодо інших

представників класів хребетних невідомі. Однак, у більшості робіт із різних областей біології автори так чи інакше торкаються питань мінливості.

Інший підхід до вивчення мінливості знаходимо у фундаментальних роботах О. Є. Коваленко і співробітників [4-7], які виконали серію досліджень посткраніального скелету безхвостих амфібій (*Amyra*). Якщо О. В. Яблоков представляє і аналізує матеріали з позиції популяційної морфології, то О. Є. Коваленко – з позицій порівняльної морфології, але на досить великих вибірках. Звідси і відмінності в тлумаченні терміну «мінливість». О. В. Яблоков приймає трактування Д. Сімпсона (1948): мінливість – наявність відмінностей між особинами, що схрещуються в межах популяції. О. Є. Коваленко бачить мінливість, – як всі можливі для даного виду варіанти будови модельного об'єкта, більш рідкісні за частотою, ніж норма. Тобто тут мінливість сприймається на тлі норми, (а то і навпаки), а норма визначається як «варіант, що переважає за частотою в даній серії»*.

Мінливість описана і на палеонтологічному матеріалі. Цікаві дані наводить О. О. Поздняков [13]: у порівняно молодих видів полівок, що виникли в кінці пізнього плейстоцену, морфологічна мінливість і хромосомний поліморфізм вище, ніж у «старих», що виникли в ранньому плейстоцені. Це свідчить про причетність і вплив на мінливість фактора часу.

Мінливість формування ряду структур в ембріогенезі черепа деяких представників ссавців і рептилій описана нами. Зокрема, ми відзначали мінливість часу появи закладок тих чи інших структур черепа, місць закладок, конфігурації і площі, часу появи вогнищ схрещовіння та скостеніння, їх кількості та ін. [10, 11].

Як відомо, мінливість має місце і на клітинному, молекулярному і субмолекулярному рівнях, що дозволяє сприймати її, як іманентну властивість природи.

У цитованих вище і багатьох інших роботах автори так чи інакше торкалися різних проявів, особливостей чи різновидів мінливості: обмежена-необмежена; спадкова-неспадкова; реальна-потенціальна; індивідуальна-групові; кількісна-якісна; комбінативна (при схрещуванні); онтогенетична; адаптивна-неадаптивна; модифікаційна; мінливість як стан і як процес, тощо. При цьому я не зустрічав спеціальних праць, присвячених теоретичному осмисленню мінливості, де б вона аналізувалася як явище.

Я майже не торкаюся внутрішніх факторів мінливості (хоча і не применшую їх значення), спричинених головним чином мутаціями. Адже мутації, що спричиняють так звану спадкову мінливість, провокуються також здебільшого зовнішніми факторами. Без успадкування корисних змін, тобто без відповідної зміни в геномі, процес розвитку (змінюваності) практично неможливий.

Мета: спробувати розглянути мінливість як явище, тобто на загальнобіологічному рівні; проаналізувати деякі нюанси взаємин мінливості і добору, мінливості і норми; оцінити роль і значення мінливості в створенні біорізноманіття; привернути увагу до проблеми мінливості, її теоретичного осмислення.

Мінливість та природний добір

З часів Ч. Дарвіна мінливість сприймається як напрацювання матеріалу для природного добору. Виходячи з того, що різноманіття мінливості не завжди піддається кількісному обліку, вельми не просто оцінити «титанічну роботу» природного добору, який тільки і може з цього вселенського хаосу створити щось конструктивне, знайти йому місце в «економії природи», наділивши його інколи унікальними функціями в ценозах різної складності. З цих позицій дарвінівське визначення добору як «виживання найбільш пристосованих» виглядає як суттєва недооцінка його «роботи», оскільки відображає лише завершальну або кінцеву стадію цієї роботи. Адже перш ніж

* Серія – група нащадків, отриманих від однієї пари (від одного спарювання і вирощених в одній кюветі [7]).

вижити (найбільш пристосованому) треба його створити і зробити таким. Однак, і на цьому «робота» добору не закінчується, оскільки «найбільш пристосоване» сьогодні, може не бути таким завтра. А завтра з'являються нові «найбільш пристосовані», що витісняють таких вчорашніх. Риторичне питання: це один і той же добір виробляє вчорашніх і нинішніх або це різні, діючі паралельно, добори, що змагаються за «знак якості» та ініціюють «боротьбу за існування»?

Питання, очевидно, провокаційне, а може здатися на сьогодні і не адекватним. Ні Ч. Дарвін, ні його послідовники сумнівів щодо монолітності («монополії») природного добору не висловлювали. Проте, певна неоднозначність сприйняття дії природного добору відчувалася, а тому і з'явилися його різновиди: стабілізуючий, доцентровий, відцентровий.

За своїми переконаннями автор також стоїть на позиції монолітності природного добору, в тому сенсі, що немає «червоного» і «білого» добору. Але є сумніви щодо його абсолютної автономності та незалежності від ряду інших обставин. Априорі, – він не може не залежати від незліченних і різноманітних факторів навколишнього середовища; з іншого боку, результати його «діяльності» не можуть не впливати на мінливість цих самих чинників.

Раніше в одній я висловив думку, що природний добір знаходиться «на службі кругообігу речовини і потоків енергії» [9]. Підстава? Повернемося до одного з висловлювань Ч. Дарвіна «... природний добір щодня і щогодини розслідує по всьому світу найдрібніші варіації, відкидаючи шкідливі, зберігаючи і складаючи добрі».

Якими методами добір розслідує ці самі «дрібні варіації»? Таке питання у Дарвіна не стояло.

Здається, що природний добір зовсім і не займається «розслідуванням», а отримує готову інформацію з навколишнього середовища за допомогою кругообігу речовини і потоків енергії. Основними фігурантами біотичного кругообігу речовини і енергії є організми, які в силу свого поліморфізму і мінливості можуть більш-менш ефективно виконувати свою функцію в кругообізі, підтримуючи його стабільність. Отримавши інформацію від кругообігів, природний добір віддає перевагу тим з них, які, як писав В. І. Вернадський, – здатні постійно інтенсифікувати біогенну міграцію атомів, у чому постійно має потребу кругообіг речовини та енергії [1].

Таким чином, природний добір працює з одного боку, з огляду на потреби кругообігу в даний період часу, а з іншого, маючи в своєму розпорядженні певний спектр мінливості компонентів кругообігу. Звідси, як основний фактор еволюції вимальовується такий собі «тріумвірат»: мінливість ↔ природний добір ↔ кругообіг речовини і енергії (Рис.1).

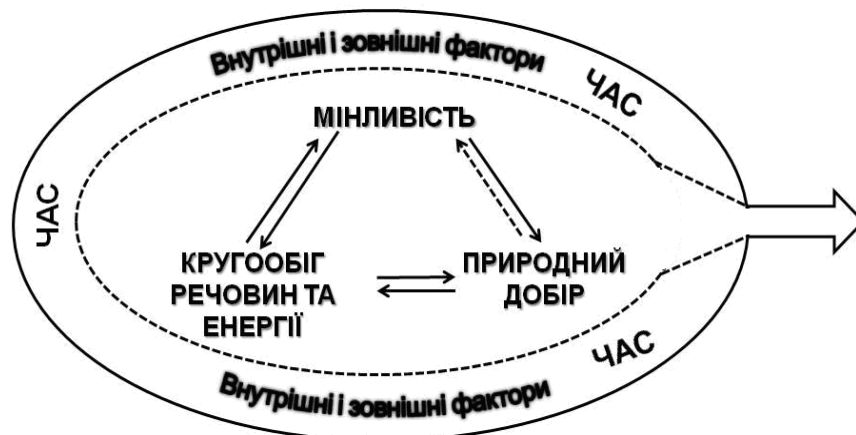


Рис. 1. Комплекс умов та факторів, які ініціюють і стимулюють змінюваність біологічних об'єктів.

При цьому, якщо круговорот і мінливість явища реальні, то природний добір віртуальний, але він матеріалізується за допомогою цих явищ у вигляді появи нових форм організмів, тобто завдяки змінюваності.

Мінливість і норма.

Найважливішим завданням еволюційного вчення, як вважає О. Є. Коваленко [7], – звернути увагу на питання про властивості норми і мінливості.

У рамках цього питання торкнемося уявлень про обмеженість або необмеженість мінливості. Від цих уявлень, на мій погляд, залежить бачення і визначення норми. Як відомо, Ч. Дарвін дійшов до висновку про необмежену мінливість і питання норми у нього практично не обговорюється. О. Є. Коваленко вважає мінливість обмеженою і питання норми в її роботах обговорюється не менше ніж питання мінливості. З чим це пов'язано? Неважко помітити, що обидва автори явище мінливості розглядали і аналізували з різних позицій і різних рівнів організації біологічних об'єктів. Ч. Дарвін розглядав мінливість з більш загальних, можна навіть сказати із загальнобіологічних рівнів, з яких мінливість виглядає необмеженою, а норма – невловимою. Не вирізняється норма і на рівні класу ссавців [17].

Коваленко О.Є. вивчала мінливість органів та систем органів на представниках безхвостих амфібій (*Ampura*), тобто на рівні індивідів і видів (індивідуальна, видова, міжвидова мінливість). На цьому рівні мінливість за окремими ознаками хоч і значна, проте вона вкладається в деяке число «варіантів будови», тобто – обмежена. Норма, як «варіант, переважаючий по частоті в даній серії», виглядає також реально. При цьому виділення норми не тільки емпірично можливо, але і необхідно оскільки, відштовхуючись від неї, можна аналізувати характер і масштаби мінливості.

Коваленко О. Є. пропонує розрізняти мінливість як стан і як процес: емпірично можна досліджувати лише стан, а звідси намагатися реконструювати процес [6]. Також привертає увагу обговорення «властивості норми», під час якого автор вводить ряд додаткових понять: «ефект норми», «втрата норми», «ефект норми ознак», «стійкість норми», «ефект втрати норми ознак», «зникнення ефекту норми», «перенесення норми» тощо.

Така різноманітність уточнюючих термінів, що характеризують властивості норми свідчить, очевидно, про неоднозначність поняття «норми» і складності визначення його сутності, як і меж норми навіть на видовому рівні. Як пише О. Є. Коваленко [7], на рівні окремих ознак норма виділяється легко, а на рівні організму або комплексу ознак норму можна виділити тільки теоретично: «... чим більше ознак ми візьмемо до аналізу, тим нижче буде частота зустрічі передбачуваної «норми будови» в групі (вибірці); у групах організмів із декількома варіантами мінливості «стає неможливим застосувати поняття норми до жодного із виявлених варіантів будови».

Оскільки з часів Ч. Дарвіна існує думка, що нова норма виникає з числа варіантів мінливості, то інтерес біологів до цього явища (мінливості) природний. Що можна сказати про природу і виникнення мінливості? Це та складова частина проблеми, яку емпірично досліджувати неможливо.

Звісно ж, що мінливість як явище була завжди, навіть коли планета Земля перебувала на стадії газової хмари і космічного пилу. Звідси, мінливість видається як об'єктивна реальність, яка існує з самого початку і незалежно від об'єктів мінливості, за притаманними їй законами, які нам ще належить дізнатися. Вона багаторівнева і різноспрямована, властива як біологічним, так і геологічним компонентам Природи, її масштаби або діапазон зростають в міру зростання рівнів організації (складності) природних об'єктів. Саме цим можна пояснити різне бачення тих чи інших характеристик мінливості (наприклад, необмеженості-обмеженості) авторами, що аналізували явище на різних рівнях складності біологічних об'єктів.

Виходячи з викладеного, пропонуємо трактування мінливості безвідносно до конкретних груп організмів, тобто із загальнобіологічних позицій.

Мінливість – кількісні варіації ознак або параметрів структур, об'єктів, явищ у межах системи однієї якості або рівня. Якщо допустити, що мінливість виходить за ці межі, то категорія мінливості переходить в категорію різноманітності (змінюваності). Під системою однієї якості розуміємо: гомологічні органи, систему органів (той же посткраніальний скелет), організм, вид...

Відчуття норми в історичному аспекті виникло, мабуть, із розвитком органів чуттів, оскільки проявляється у відчуттях: комфортно-некомфортно в цій екологічній ніші. Уявлення про «норму будови» склалися в порівняльній морфології, звідки в різних модифікаціях поширилися і на інші сфери людської діяльності і побуту.

Як вже було сказано вище, на біологічних об'єктах норма встановлюється (існує) емпірично лише на рівні обмеженого числа ознак. З віддаленням від простого (рівень ознак) до складного (комплекс ознак, організм, вид і інші таксони) норма наче розчиняється і зникає. Звертаю увагу на те, що однією з характеристик норми є її неоднозначність – вона існує в певному діапазоні мінливості. Наприклад, французький анатом Ле Дубль [18] описав у людини 12 варіантів будови двоголового м'яза плеча (*m. Biceps brachii*). Володарі варіантів не підозрювали про відхилення від норми («найбільш поширеного варіанту»), оскільки їх кінцівки функціонували нормально, тобто всі варіанти знаходилися в межах норми.

Звертаю увагу також на те, що норма у працях різних авторів сприймається практично однобічно – як «норма будови», в тіні залишається інший бік «норми» – норма функціонування. І це при тому, що аксіомою є теза про нерозривний взаємозв'язок структури і функції (нехай і при наявності певного люфту між ними [12]). І тут вимальовується несподівана ситуація або взаємозв'язок між цими двома складовими норми: норма будови найбільш проявляється на рівні окремих ознак, де норма функціонування не визначається або не виразна; норма функціонування добре визначається на рівні органів (тобто сукупності ознак), організмів, надорганізованих структур, де норму будови «можна виділити тільки теоретично». Виходячи з цього, пропонуємо наступне визначення норми.

Норма – стан гомологічних органів, систем органів, організмів і надорганізованих утворень, які розрізняються рядом кількісних характеристик або параметрів їх організації, зберігають і виконують властиві їм функції (відповідно в організмі, популяції, ценозах, кругообігах і біосфері). З цих позицій норма обумовлює здатність живого оптимально взаємодіяти з факторами навколишнього середовища і «інтенсифікувати біогенну міграцію атомів» у ценозах різного рівня.

У плані співвідношення мінливості і норми звертаю увагу ще на один аспект цього співвідношення або взаємозв'язку: **мінливість є нормою для Природи**, яка не терпить не тільки порожнечі, а й одноманітності. З чого випливає, що життя зароджувалося в мінливому середовищі і під впливом мінливості. Вже коацерватні краплі відрізнялися, принаймні, розмірами і розпадалися на різну кількість дочірніх частинок. Є дані про різноманітність клітин еукаріот при їх появі, тобто близько півтора мільярди років тому. А приблизно мільярд років тому значно збільшилися розміри клітин, їх морфологічна складність і видове різноманіття [16].

Що можна сказати про властивості норми і мінливості, узагальнюючи викладене вище?

Норма: забезпечує оптимальне функціонування організму в середовищі існування; оптимальне функціонування надорганізованих систем; стримує або врівноважує мінливість; можливо каналізує мінливість; існує в певному діапазоні мінливості; схильна до змінюваності в часі; характеризує таксономічний статус

організму, тобто приналежність до певного виду; схильна до впливу факторів навколишнього середовища; має дві складові: норма будови і норма функціонування; контролюється стабілізуючим добром.

Мінливість: іманентна властивість Природи; безперервність, всюдисущість; обмеженість-необмеженість; багатоваріантність і різновекторність; різноманітність форм і типів; не залежить від систематичного положення виду (Яблоков); мінливість однієї і тієї ж ознаки може бути різною у різних видів (Яблоков); реальна і потенційна (Коваленко); різні тенденції мінливості в групах нормальних особин одного виду, але різних серій (Коваленко); індивідуальна мінливість – джерело нового в еволюції (Коваленко); джерело і стимулятор змінюваності; нестабільність (мінливість) проявів і масштабів в різних таксонах, а в часі – в одних і тих же таксонах (Яблоков); мінливість як явище – норма для природи; ініціюється як внутрішніми, так і зовнішніми факторами; контролюється переважно відцентровим добром.

Перераховані властивості переважно умоглядні і далеко не вичерпують сутності явища. Останнє вимагає як емпіричних досліджень, так і теоретичного осмислення.

Мінливість і змінюваність.

Якби мінливість, хоча б у виняткових випадках, не призводила до змінюваності організмів, вона не мала б біологічного сенсу. Швидше за все, в мінливості живої матерії (як явищі) завжди присутня якась частка хаотичності, окремі елементи якої в силу мінливості факторів навколишнього середовища і потреби кругообігу потрапляють у сферу впливу природного добору і переходять в розряд, скажімо так, конструктивної мінливості. Під конструктивною розуміємо мінливість, яка під впливом тих же факторів стає на шлях змінюваності. Механізми змінюваності частково можна побачити в теорії філембріогенезів О. М. Северцова [14], але більш продуктивна його розшифровка, вочевидь, можлива з молекулярно-генетичних позицій.

Змінюваність, як і мінливість, стосується як окремих структур, ознак, органів (мікроеволюційний рівень), так і організмів і надорганізованих структур (макроеволюційний рівень). Говорячи про механізми змінюваності, не можна недооцінювати вплив на даний процес комплексу чинників навколишнього середовища і їх мінливості, ролі кругообігу речовини і енергії, природного добору, фактора часу і, звичайно ж, явища мінливості. Не можна ігнорувати і активність організмів тих чи інших видів, їх ролі в біоценозах. Роль перерахованих факторів проявляється в наступному.

Організми, використовуючи ресурси середовища, виробляють енергію життєдіяльності і сприяють «інтенсифікації біогенної міграції атомів і розширенню арсеналу використовуваних ресурсів біосфери» [1]. Кругообіг, тікаючи від ентропії, постійно потребує інтенсифікації біогенної міграції атомів, що в свою чергу вимагає нових форм міграції атомів і розширення арсеналу використовуваних ресурсів біосфери [9]. Мінливість постачає робочі матеріали для природного добору. Природний добір, отримуючи інформацію з навколишнього середовища та «досліджуючи» потреби кругообігу і оцінюючи здатність тих чи інших організмів (видів), які пройшли певний шлях змінюваності, «інтенсифікувати біогенну міграцію атомів», сприяють тим, які виконують свою функцію по інтенсифікації найбільш ефективно і економно. Фактори середовища – постійні супутники процесу змінюваності (розвитку), здатні впливати на всі сторони і компоненти процесу. Час – фактор, що дозволяє процесу розвитку використовувати метод проб і помилок.

Ще кілька думок про співвідношення мінливості і змінюваності.

З властивостей норми випливає, що вона наче відповідальна за статус органу (відповідно і організму), визначає його функціонування і стримує мінливість. Тому на

шлях змінюваності стає, швидше за все, один із варіантів мінливості органів; досягнувши якогось рівня змінюваності, вони (органи) ініціюють змінюваність норми.

Таким чином, якщо мінливість є іманентною властивістю природи, то змінюваність – продукт або наслідок мінливості (одного із її варіантів), що ініціюється, очевидно, зміною умов навколишнього середовища.

Шлях від мінливості до змінюваності, як і від змінюваності окремих структур, ознак, частин органів, їх систем до змінюваності організму, мабуть, тривалий і тернистий і не всім біологічним об'єктам, учасникам марафону, що ступили на шлях змінюваності, вдається його пройти до якихось новоутворень. Очевидно, пройти цей шлях можна лише при певній спрямованості (каналізації) процесу, коли корисні зміни закріплюються в геномі і передаються, умовно кажучи, по принципу естафети у філогенетичному ряду організмів (трансорганізменна змінюваність – ?). Коли кожний наступний крок змінюваності вдосконалює структуру і функцію органів і організмів у цілому та «інтенсифікує біогенну міграцію атомів». Тому, якщо мінливість переважно не каналізована, то змінюваність переважно каналізована. Прикладом такої змінюваності є розвиток серця в ряду хребетних: пульсуюча судина у ланцетника → двокамерне серце у круглоротих та більшості риб → трикамерне у дводішних риб, амфібій, більшості рептилій → чотирикамерне у крокодилів, птахів і ссавців.

Всі ці перетворення відбувалися в результаті послідовних перебудов певної ділянки основної судини шляхом спрямованої (каналізованої) змінюваності розвитку і перерозподілу матеріалів (клітин, тканин), що утворюють судинну стінку.

Каналізування змінюваності організації чи структури того чи іншого органу, системи органів в одній, навіть спорідненій групі організмів, зовсім не означає, що вона, з одного боку, реалізується всіма особинами даної групи організмів, а з іншого, – що всі особини даної групи проходять однаковий шлях змінюваності (Рис. 2).

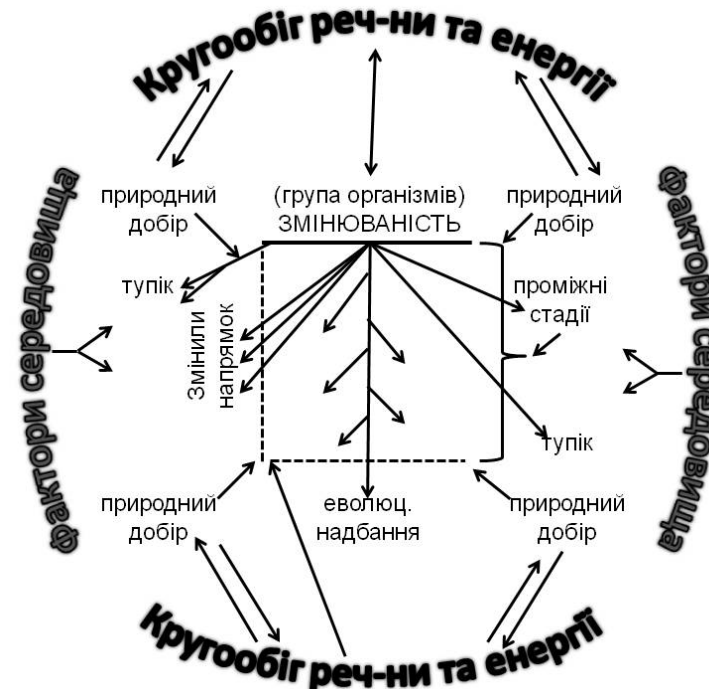


Рис. 2. Схема, демонструє, що біологічні об'єкти, які ступили на шлях змінюваності, проходять різні відрізки цього шляху. Частина з них, знайшовши здатність «інтенсифікувати біогенну міграцію атомів», вилучається з процесу природним добором на тому чи іншому відрізку цього шляху; інші ступають на шлях спеціалізації або обирають тупиковий напрямок. Лише одиниці завершують шлях змінюваності макроеволюційною подією.

У результаті змінюваність уявляється як властивість біологічних об'єктів, що проявляється у здатності змінювати норму будови, а отже і функціонування окремих структур, органів, а в результаті і організмів під впливом внутрішніх і зовнішніх чинників (мінливих у свою чергу) протягом невизначеного часу і під контролем природного добору.

Мінливість і адаптації.

У принципі поняття «змінюваність», «розвиток», «адаптація», «еволюція» близькі за змістом і характеризують процес прогресивного розвитку біологічних об'єктів.

Мінливість, як і вважав Ч. Дарвін, містить в собі потенції для поліпшення пристосованості в середовищі існування. Один із варіантів мінливості може бути носієм цих потенцій. Однак, реалізація потенцій здійснюється придбанням організмом деяких корисних якостей шляхом змінюваності будови і функціонування його органів. Оскільки ступінь корисності придбаних якостей, звідси і адаптованості організму визначається балансом вилучення ресурсів із навколишнього середовища і віддачею енергії, що компенсують «вилучення», то можливі варіанти мінливості і змінюваності контролюються природним добром з усіма відповідними наслідками.

«...Зв'язок величини мінливості й інтенсивності протікаючих у природі еволюційних процесів не викликає сумніву», проте, бачення або характер зв'язку з цим різними дослідниками трактується по-різному, аж до протилежних точок зору [17].

Швидше за все, розбіжність поглядів різних авторів пов'язана з тим, що вони не розглядають мінливість через змінюваність, оскільки як було сказано вище, не всяка мінливість має потенції до змінюваності, а не кожна змінюваність проходить однакову дистанцію в просторі і часі (Рис. 2). У той же час, для «еволюційних процесів», очевидно, мають значення лише ті варіанти мінливості, які потрапляють у сферу зацікавленості добору, підхоплюються і підтримуються ним та завершаються певними новоутвореннями (змінюваністю).

Звертаю увагу ще на один аспект співвідношення мінливості і змінюваності: в рамках адаптивної мінливості до умов даного часу можуть зароджуватися якісь зміни, що несуть потенції для переходу об'єкта, що змінюється, в іншу якість.

Наприклад, освоєння життя на деревах супроводжувалося виробленням протиставлення великого пальця кисті, посиленням грудних м'язів, посиленням флексорів плеча, подовженням кісток передпліччя, метакарпалій фаланг пальців. Ці зміни, зберегли напрямом і були посилені в кажанів. Тобто адаптації до деревного способу життя одночасно служили преадаптаціями до польоту [8]. Тобто ми розглядаємо преадаптації не як запрограмовані заздалегідь зміни в будові органу, а як адаптивні зміни до реальних умов існування і способу життя, пролонгація та посилення яких згодом призводить до вироблення нових адаптацій і навіть до макроеволюційних змін. Іншими словами: зміни, адаптивні до умов життєдіяльності в даний період часу і до даних умов середовища, несуть в собі одночасно і потенції до освоєння в перспективі інших, не властивих організму в даний час функцій і способу життя.

Підсумки.

Чи мають теоретичне або практичне значення представлені міркування? Виходячи з того, що практично всі дослідники так чи інакше звертають увагу на мінливість об'єктів дослідження і обговорюють різні аспекти цієї мінливості, слід думати, що така тема існує і залишається актуальною. Крім цього, ніхто з часів Ч. Дарвіна не заперечував ролі мінливості в еволюційних процесах, а, як відомо, багато аспектів еволюції, її закономірності нам ще тільки належить дізнатися. Не можна не

погодитися з думкою О. В. Яблокова, що подальший розвиток теорії еволюції залежатиме від створення теорії мінливості.

Аналізувати мінливість як явище ізольовано – без взаємозв'язку з іншими спорідненими явищами (змінюваність, еволюція, адаптація) і супутніми чинниками навколишнього середовища безперспективно. Мінливість, як явище, – первісна (изначальная – рос.) і внутрішньо притаманна властивість живої матерії.

Як вже було сказано, мінливість без здатності біологічних об'єктів до змінюваності не мала б біологічного сенсу, оскільки нічого конструктивного створити не змогла б. Без потенційної здатності біологічних об'єктів змінювати норму будови і функціонування природний добір був би безпорадним.

Що таке здатність об'єктів живої матерії змінюватися не тільки кількісно, але і якісно, звідки вона взялася, яка її природа? Безумовно, що це теж внутрішня властивість живої матерії, що в самій мінливості закладені потенційні можливості змінюваності. Однак, реалізація їх можлива лише завдяки ініціюючим факторам навколишнього середовища також мінливим і таким, що змінюються; природному добору і кругообігу речовини і енергії, який, тікаючи від ентропії, постійно потребує інтенсифікації біологічної міграції атомів. Постійну інтенсифікацію біогенної міграції можуть підтримувати лише біологічні об'єкти, що поліпшують цю функцію шляхом змінюваності своїх параметрів.

Завдання сучасної еволюційної біології полягає, очевидно, в тому, щоб встановити сутнісні взаємозв'язки між явищами, що обговорюються в даній роботі. Швидше за все, лише біологічними методами цього не досягти. При цьому вважаємо, що першочерговим є потреба систематизувати явище мінливості, тобто спробувати звести її в єдину систему з встановленням сутнісних зв'язків між її параметрами й іншими «спорідненими» явищами. Кінцевим завданням, очевидно, можна вважати створення теорії мінливості і змінюваності.

На мій погляд, концептуально і методологічно ближче всіх до питання класифікації мінливості підійшов М. І. Вавилов (1920), який вважав, що «... перед наукою стоїть основне завдання: з'ясувати закономірності прояву різноманітності і встановити класи різноманітності».

Висновки

На основі вищевикладеного можна зробити наступні висновки.

Мінливість – об'єктивна реальність, яка існує споконвічно і незалежно від об'єктів мінливості.

Сприйняття мінливості в аспекті обмеженості її або необмеженості залежить від рівня організації живої матерії, з якого автори аналізують дане питання.

Найважливіші властивості мінливості об'єктів живої природи полягають в тому, що в ній закладена потенційна можливість їх змінюваності; якби мінливість, хоча б в окремих випадках, не призводила до змінюваності організмів, вона б не мала біологічного сенсу.

Природний добір, як головний еволюційний фактор може бути таким лише спільно з мінливістю і кругообігом речовини та енергії.

Норма – діапазон мінливості, в рамках якого органи, їх системи, організми і надорганізмові системи зберігають оптимально властиву їм функцію в організмі і роль в надорганізованих системах.

Норму слід розглядати як норму будови і норму функціонування (виходячи з тези про нерозривність структури і функції).

Більше шансів привести до змінюваності має мінливість (один з варіантів мінливості), яка йде в гармонії з мінливістю певних факторів навколишнього середовища і якій сприяє природний добір.

Здається, що якщо мінливість переважно (а то і зовсім не каналізована), то змінюваність переважно каналізована.

Не будь-яка мінливість, як і не всі варіанти мінливості несуть в собі потенції до змінюваності; не всяка змінюваність призводить до макроеволюційних подій, оскільки частина біологічних об'єктів, досягнувши здатності «інтенсифікувати біогенну міграцію атомів» вилучається з процесу на різних стадіях або етапах змінюваності.

Першочерговим завданням на шляху створення теорії мінливості і змінюваності є систематизація мінливості як явища і як іманентної властивості живої матерії.

Література

1. Вернадский В. И. Биосфера. М : Наука, 1967. 376 с.
2. Вернадский В. И. Биосфера и ноосфера. М : Наука, 1999. 263 с.
3. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора [Под ред. А.Л. Тахтаджяна, перевод с англ. (Лондон, 1872)]. СПб : Наука, 1981. 460 с.
4. Коваленко Е. Е. Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий. СПб : СпбГУ, 1992. 142 с.
5. Коваленко Е. Е. Анализ изменчивости крестца Anura. 2. Изменчивость крестца у представителей рода *Rana* // Зоол. журн. 1996. 75 (2). С. 222–236.
6. Коваленко Е. Е., Попов И. Ю. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн. общей биологии. 1997. 58 (1). С. 70–83.
7. Коваленко Е. Е. Свойства нормы и изменчивости // Онтогенез. 2011. 42 (5). С. 363–377.
8. Ковтун М. Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. К. : Наукова думка, 1984. 304 с.
9. Ковтун М. Ф. Факторы эволюции с позиции системного подхода // Вестн. зоологии. 2006. 40 (6). С. 483–495.
10. Ковтун М. Ф., Лихотоп Р. О. Эмбриональное развитие черепа и вопросы эволюции рукокрылых. К. : Наукова думка, 1994. 304 с.
11. Ковтун М. Ф., Швердюкова А. В. Ранние стадии эмбриогенеза черепа ужа обыкновенного *Natrix natrix* (Serpentes, Colubridae) // Онтогенез. 2015. 46 (4). С. 267–276.
12. Кокшайский Н. В. О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе // Морфологические аспекты эволюции. М. : Наука, 1980. С. 37–52.
13. Поздняков А. А. Проблемы филогении полевок подрода *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) изменчивость и палеонтологические данные // Зоол. журн. 1996. 75 (1). 133–139.
14. Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. – М. : Гос. Изд-во Р.С.Ф.С.Р, 1912. 312 с.
15. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М. : Изд. АН СССР, 1939. 610 с.
16. Шопф Дж. У. Эволюция первых клеток // Эволюция [Под ред. Майр и др., перевод с англ.]. М. : Изд-во Мир, 1981. 364 с.
17. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М. : Наука, 1966. 303 с.
18. Le Double A. F. (1891). Du muscle epitrochleo-olecranon et de sa signification du point de vue de l'anthropologic zoologique Bull. Soc. Anthropol. Paris. 4 (2). С. 154–173.

References

1. Vernadsky, V. I. (1967). Biosphere. 1-376. [in Rus].
2. Vernadsky, V. I. (1999). Biosphere and noosphere. 1-263. [in Rus].
3. Darwin, Ch. (1981). The origin of species by natural selection. 1-460. [in Rus].
4. Kovalenko, E. E. (1992). Anomalies of the spine of frogs. Saint Petersburg: Saint Petersburg State University. 1-142. [in Rus].
5. Kovalenko, E. E. (1996). Analysis of variability of the sacrum of Anura. 2. Variability of the sacrum of the representatives of the genus *Rana*. – *Zoologicheskij Zhurnal [Zoological Journal]*. 75 (2). 222–236. [in Rus].
6. Kovalenko, E. E., Popov, I. Yu. (1997). New approach for analyzing of the properties of variability. – *Churnal Obshchej Biologii (Journal of General Biology)*. 58 (1). 70-83. [in Rus].
7. Kovalenko, E. E. (2011). Properties of the norm and variability. – *Ontogenez [Ontogenesis]*. 42 (5). 363-377. [in Rus].
8. Kovtun, M. F. (1984). The structure and evolution of the organ of bats. 1-304. [in Rus].
9. Kovtun, M. F. (2006) Evolutionary factors from the perspective of a systematic approach. – *Vestnik Zoologii [Zoological Bulletin]*. 40 (6). 483–495 [in Rus].
10. Kovtun, M. F., Lihotop, R. O. (1994). Embryonic development of the skull and questions of bats evolution. 1-304. [in Rus].

11. Kovtun, M. F., Sheverdyukova, A. V. (2015). Early stages of embryogenesis of the skull of the grass snake *Natrix natrix* (Serpentes, Colubridae). – *Ontogenez [Ontogenesis]*. 46 (4). 267–276. [in Rus].
12. Kokshaiskiy, N. V. (1980). About the relationship between form and function and their transformations in phylogenesis. 37–52. [in Rus].
13. Pozdnyakov, A. A. (1996). Поздняков А.А. Problems of phylogeny of the arvicolinae of the subgenus *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) variability and paleontological data. – *Zoologicheskij Zhurnal [Zoological Journal]*. 75 (1). 133–139 [in Rus].
14. Severtsov, A. N. (1912). Etudes on the theory of evolution. Individual development and evolution. Moscow: Publishing house of RSFSR. 1-312. [in Rus].
15. Severtsov, A. N. (1939). Morphological patterns of evolution. Moscow: Publishing house of of the Academy of Science of USSR,. 1-610. [in Rus].
16. Shopf, G. U. (1981). Evolution of the first cells. 1-364. [in Rus].
17. Yablocow, A. V. (1966). Variability of mammals. 1-303. [in Rus].
18. Le Double, A. F. (1891). Epitrochleo-olecranon muscle and its significance from the point of view of zoological anthropology. *Bull. Soc. Anthropol.* 4 (2). 154-173. [in French].

Summary. Kovtun, M. F. Variation, variability, and evolution

Introduction. *Variation was the object for investigation by researches from ancient times. Charles Darwin developed an idea about variation according to the concept of natural selection. Based on research Vertebrate's variation new results were received on the end of XX century. Current analyze of the concepts of variation and variability and of the interrelations between variation and natural selection are actual.*

Purpose. *The aim of the present study were theoretical analysis of the concepts of variation and variability as seen by general biology, and of the interrelations between variation and natural selection, variation and norm, variation and variability, and the role of variation in the genesis of biodiversity.*

Methods. *We used results of our investigation about anatomy and evolution of some mammals' structures and theoretical analysis.*

Results. *From the considered standpoint, on one hand the natural selection works under the constraints of current energy flow and material cycles, on the other hand there is a certain spectrum of variation and the components of the mentioned flow and cycles. The variation is then represented as quantitative changes of characters or parameters of structures, objects, phenomena within the framework of a certain quality or level. Assuming that the variation exceeds this framework, it then changes into the category of biodiversity. The norm is a state of homological organs, their systems, organisms, and supraorganismal systems that differ in some quantitative characteristics but retain and exercise their respective functions in the organisms, supraorganismal systems, and energy flows and material cycles. It should be also considered that apart from the "structural norm" there also is "functional norm", and that the variation is norm of the Nature that abhors not only the vacuum but sameness too. If the variation at least sometimes did not cause variability of biological objects, it would not make any biological significance.*

Conclusion. *The main aim for the next research is a creation of the theory variation and variability based on variability as phenomenon and property of matter.*

Key words: *variation, norm, variability, energy flow, material cycle, natural selection.*

Інституту зоології імені І.І. Шмальгаузена НАН України

Одержано редакцією 25.06.2018
 Прийнято до публікації 25.10.2018