К.М.ЗАВАДСКИЙ

РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ ПОСЛЕ ДАРВИНА

1859–1920-е годы

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ИНСТИТУТА
ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ

К. М. ЗАВАДСКИЙ

РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ ПОСЛЕ ДАРВИНА

(1859—1920-е годы)

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Ленинград 1973

В первых главах книги анализируются понятия об эволюционном процессе, об эволюционной теории и эволюционной биологии, оценивается изученность истории эволюционного учения, рассматриваются классификации концепций эволюции, обосновывается периодизация развития эволюционной теории в последнем столетии. Далее монографически рассматривается развитие эволюционной теории на важнейшем этапе ее развития — от начала 60-х годов прошлого до 20-х годов нашего века. Подробно характеризуются главные этапы развития эволюционной теории, критически анализируются основные направления эволюционной мысли, такие как дарвинизм, неоламаркизм, телеогенез и финализм, мутационизм-неокатастрофизм, генетический антидарвинизм. Исследуются и оцениваются (а во многих случаях подвергаются критической переоценке) взгляды многих биологов-теоретиков эволюции. В целом книга содержит полный и систематический анализ развития эволюционной теории в последарвиновское время. В отечественной литературе работа такого объема публикуется впервые (единственный труд на эту тему был опубликован Ю. А. Филипченко в 1923 г.).

3 $\frac{2102\text{-}1169}{042(02)\text{-}73}$ 715-73

© Издательство «Наука» 1973

ВВЕДЕНИЕ

Задача этой книги — дать краткий очерк развития эволюционной теории после того, как она стала относительно самостоятельной отраслью биологии, т. е. между 1859 г. и 1920-ми годами, а также критически проанализировать развитие ее ведущих направлений. Многие отдельные вопросы развития эволюционной теории рассматриваются в ней конспективно. Более подробно обсуждаются те существенные эволюционные идеи или концепции, которые, с нашей точки зрения, получили неправильное освещение в отечественной литературе. Мы считали важным показать необходимость пересмотра многих суждений и оценок, ставших в нашей литературе ходячими, а порою и почти общепринятыми.

Это относится прежде всего к представлениям о монолитности дарвинизма, об отсутствии в его рамках течений, о необходимости квалифицировать как антидарвинизм каждое направление эволюционной мысли, пытавшееся в чем-то далее развить дарвинизм так, как это делали, например, представители неодарвинизма. Важно пересмотреть и историю неоламаркизма. Следует более полно показать, что если логически эта доктрина противостояла дарвинизму как механистическая и идеалистическая реакция на объективно диалектико-материалистические решения проблемы движущих сил эволюции, то исторически между этими основными концепциями возникали многообразные переходы, совокупность которых названа нами ламаркодарвинизмом. Не менее существенно выявить необходимость более полного изучения таких проблем в развитии эволюционной теории, как противоречие между открытиями генетики и доктриной классического дарвинизма,

между накоплением фактов, свидетельствующих в пользу эволюции, путем селектогенеза и усилением антидарвинизма и т. п. Книга завершается кратким рассмотрением тех путей, которыми создавались предпосылки для второго после Дарвина современного синтеза знаний в области причинных механизмов эволюции. Возникали они в течение первой четверти или трети XX в. в генетике, экологии, биоценологии, экспериментальной эмбриологии, микросистематике, в экспериментальном и цитогенетическом изучении отдаленной гибридизации и в некоторых других отраслях биологии. Такой анализ тем более необходим, что в последние годы в нашей литературе публиковались мнения о неполноценности современной синтетической теории эволюции. Анализ путей, которыми создавалась эта теория, показывает, что все рациональное в дарвинизме было ею не только удержано и положено в основу концепции, но и развито.

В настоящее время в печати иногда еще появляются требования замены дарвинизма такими эволюционными доктринами, в которых вместо статистического механизма эволюции был бы использован какой-либо жестко детерминированный механизм: «эвристический», «номогенетический» или даже «телеогенетический». Эти требования обрамляются, например, кибернетической (Бир, 1965) или математической (Eden, 1967; Schützenberger, 1967) аргументацией. Только исторический анализ может убедительно показать, что претендующие на новизну современные формы антидарвинизма на самом деле повторяют уже давно эксплуатировавшиеся идеи и что аргументация, с помощью которой в свое время были отвергнуты телеогенетические гипотезы эволюции, и сейчас сохраняет всю свою силу.

С помощью исторического анализа можно доказать, что синтетическая теория эволюции является единственным претендентом на роль современного преемника дарвинизма. И не только простого преемника, но и приумножателя самых капитальных данных в пользу того, что вероятностный механизм естественного отбора способен обеспечить адаптивную трансформацию популяций, видообразование и эволюционный прогресс.

Если наша работа будет использована при организации планомерного изучения развития отдельных направлений эволюционной мысли, истории изучения и подробного ис-

следования вкладов отдельных ученых — одна из главных ее целей будет достигнута.

Предлагаемая книга основана на изучении первоисточников, а высказывания историков науки и критиков привлекаются лишь для выработки окончательной оценки тех или иных фактов, идей и обобщений. Число же первоисточников с годами возрастало, как снежный ком. И если написанные в 1888 г. слова Н. А. Холодковского (1923) о том, что «полное историческое исследование о теории естественного отбора потребовало бы целой длинной человеческой жизни и, быть может, даже не одной» (стр. 74), можно было расценить как преувеличение, то через 85 лет они точно отражают трудность осуществления «полного исторического исследования» главных проблем эволюционной теории. Для выполнения задач, поставленных в нашей работе, нужно было выбирать лишь немногое из массы материалов и методично сокращать и сжимать получаемую первичную информацию, стараясь при этом не деформировать ее и устранять второстепенные моменты. По возможности полно освещалось лишь то, что признавалось необходимым для решения главных задач нашей работы.

История всякой науки включает историю накопления фактов, идей, методов, открытий и заблуждений, историю людей, создавших эту науку, а также воздействий на данную науку социально-экономической практики, идеологии, других наук и обратных воздействий, т. е. выходов данной науки в различные области практики и идеологии, влияния ее данных, методов и обобщений на другие области знания.

Синтетическая природа эволюционной теории, ее тесная связь со многими другими отраслями биологии, высокий уровень обобщений, характерный для этой науки, частые выходы биологов-теоретиков эволюции в область философии, а философов — в теорию эволюции, фундаментальная связь этой науки с такими биологическими проблемами, как происхождение и сущность жизни, происхождение и сущность сознания, закономерности антропогенеза — все это делало эволюционную теорию тесно зависимой от развития многих других наук и в этом смысле более сложной, чем история многих других отраслей биологии.

В связи с этим создавалась опасность вместо изучения движения познания вглубь и установления новых причин

и законов заниматься многими другими вопросами, приобретающими важность лишь после того, как в основном решен названный выше главный вопрос истории науки. Мы считаем, что история эволюционной теории далека от состояния удовлетворительной изученности даже простого описания процесса познавания причин и законов исторического развития живой природы. Именно поэтому цель нашей работы была ограничена попыткой только описать сам этот процесс так, как он развивался в действительности со всей его противоречивостью и зигзагами, множеством параллельно формулируемых гипотез и борьбой между ними.

Социально-экономические и идеологические влияния — несомненно важный вопрос, но рассматривать его надо в особом исследовании и уже после того, как будет написана непосредственно сама история эволюционной теории как таковая. До недавнего времени сторонники вульгарно-социологических схем проходили мимо закономерностей развития самой эволюционной теории как науки. Например, задержка с полной победой дарвинизма объяснялась ими не трудностями развития научного познания, не сложностью самого объекта исследования, не гипотетичностью ряда заключений, положенных в основу учения Дарвина, а непосредственно кризисом капиталистического общества. Господство такого рода заключений делало непонятным существование антидарвиновских тенденций в отечественной биологии и тем более их усиление в 40—50-е годы.

При характеристике взглядов того или иного ученого, особенно если его творчество было длительным и охватывало не один этап развития эволюционной теории, необходимо учитывать возможность их изменения. Следует остерегаться характеристик, построенных на описаниях отдельных работ, пусть даже таких, которые привлекли к себе наибольшее внимание современников и рассматривались в качестве главных. Между тем в историко-биологической литературе характеристики многих выдающихся эволюционистов часто основывались только на отдельных работах или даже на отдельных высказываниях, почему-либо однажды попавших в поле зрения комментаторов. Для истории науки прежде всего важно установить, в какой мере и в каком направлении изменяли свои воззрения такие великие новаторы, как Ч. Дарвин, или такие выдаю-

щиеся биологи — основатели новых концепций, вызывавших острые дискуссии, как А. Вейсман. Вопрос о причинах того, почему одни ученые не изменяли сформулированных еще в молодости взглядов на причины эволюции, а другие меняли их не один раз, относится к психологии научного творчества и не может обсуждаться в сжатом очерке развития эволюционной теории. Необходимо, однако, учитывать, что направления, в которых происходили такие изменения взглядов, могли или соответствовать объективному прогрессу науки (например, при переходе А. Уоллеса на позиции неодарвинизма, Л. Плате — от ламаркизма к дарвинизму), или же препятствовать ему, отражая слабости, присущие мировоззрению или теоретико-биологическим идеям автора (примером могут служить многократные изменения воззрений Г. Осборна, начавшего с попыток развития дарвинизма, а завершившего свой творческий путь публикацией идеалистической гипотезы аристогенеза).

При определении степени подробности изложения того или иного вопроса мы руководствовались как его значимостью для развития науки и качеством освещения в литературе, так и необходимостью более глубокого обоснования того, что трактуется нами по-новому. В редких случаях при разборе эволюционных взглядов таких ученых, как Т. Г. Морган и Г. Осборн, мы несколько вышли за границы временны́х рамок книги, рассмотрев работы, относящиеся к концу 20—началу 30-х годов.

Книга задумана как первая часть работы, посвященной развитию эволюционной теории в последние 110 лет.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ КАК НАУКА И ЭТАПЫ ЕЕ РАЗВИТИЯ

§ 1. К определению понятия «эволюция»

Лет двести тому назад термин «эволюция» использовался эмбриологами-преформистами для обозначения процесса развертывания зачатков организма, предсуществующих в яйце. Эволюция понималась как увеличение размеров, как рост. Специфическая же форма зародыша рассматривалась неизменной, вечной. Предполагалось, что эта специфическая форма способна не только увеличиваться, но и уменьшаться, свертываясь и сморщиваясь до размеров невидимой простым глазом пылинки, т. е. инволюировать. Такое понимание эволюции разделялось многими ведущими биологами XVII—XVIII вв. (Я. Свammердам, А. Валиснери, Ш. Боннэ, А. Галлер и др.), а Г. Лейбницом было обобщено философски. В дальнейшем произошло коренное изменение содержания, вкладываемого в термин «эволюция». Уже более ста лет он используется в биологии для обозначения процессов исторического развития различных живых систем. Биологи давно употребляют слова «развитие» и «эволюция» как синонимы (см., например: Тимирязев, 1939, т. 5, стр. 156).

Органической, или биологической, эволюцией называют совокупность всех преобразований живого населения нашей планеты, возникших за 3.5—4 млрд лет, начиная от состояния протобиосферы, включавшей только ультрамикроскопических, стоящих на молекулярном уровне эобионтов, и до образования ноосферы и современности. Эволюцией называют преобразования всей биосферы, отдельных областей, вроде Палеарктики, или отдельных флор и фаун на каком-то отрезке геологического времени. Эволюцией называют исторические преобразования таксонов любых рангов от микропопуляции и вида до классов, типа или царства. Эволюцией называют исторические

преобразования органов и тканей («эволюция выделительной системы», «эволюция цветка»), а также экологических форм и типов («эволюция галофитов», «эволюция паразитизма») и т. п. Таким образом, понятие «эволюция живого» включает целую градацию исторических преобразований от развития биосферы и флорогенеза до филогенеза в тесном смысле слова. Но во всех разнообразных формах органическая эволюция представляет собой настоящее развитие, т. е. серию исторических преобразований, затрагивающих многочисленные количественные и качественные параметры систем; они протекают медленно и постепенно или более быстро и скачкообразно, включают возникновение нового и его удержание, а также изменение старого и накопление новообразований с их корректией. В отличие от биологии в философии «развитие» трактуется как более широкое понятие, чем «эволюция». Эволюцией называют фазу, форму или сторону развития, которая характеризуется постепенностью преобразований и противоположна революции. Иногда философы называли эволюцией фазу развития, на которой осуществляются только количественные изменения, т. е. по существу использовали этот термин в старом преформистском смысле (эволюция как рост). Некоторые авторы пытались механически перенести в биологию эти философские толкования термина «эволюция», а также убедить читателей, что и биологи толкуют этот термин ограниченно (как процесс изменений, противоположный революции) или же старомодно (в преформистском духе, как рост).

Одно время в отечественной литературе возникла досадная терминологическая путаница, на основе которой под флагом якобы диалектико-материалистической критики произносились филиппики, направленные против дарвинизма и современной теории развития в биологии. Основываясь только на том, что историческое развитие живой природы биологи называют процессом эволюции, им навязывались то давно забытое преформистское толкование этого термина, то философское, в котором эволюция истолковывается как серия полностью постепенных изменений, по своей природе противоположных революции,

т. е. исключающих скачки из развития. Это неудачное вмешательство философов не способствовало более точному определению понятия об эволюции.

Между тем в биологии в настоящее время не вызывает споров только самая общая и описательная характеристика процесса эволюции. Попытки же дать определение эволюции, основанное на выделении ее самых существенных признаков, наталкиваются на трудности, связанные с различным пониманием этих признаков. Любое из таких определений, как правило, оспаривается некоторыми биологами, которые считают, что самые существенные признаки избраны неверно, что их недостаточно или же, напротив, слишком большое число и т. п.

Различия в подходах к определению понятия об эволюции зависят от многих причин. Они могут быть обусловлены изучением эволюции в разных масштабах, специальностью ученых, различным пониманием субстрата (носителя) и наименьшей единицы эволюционного процесса, но, может быть, более всего они зависят от различий в понимании причин и основных закономерностей эволюции.

Прежде всего остановимся на различиях в понимании эволюции, которые наиболее рельефно выражены, с одной стороны, у биологов, экспериментально исследующих микроэволюционный процесс с применением генетических, экологических, географических и микросистематических, а также математических методов, а с другой — у палеонтологов, макрофилогенетиков и у биологов некоторых других специальностей, изучающих макроэволюцию описательно с применением сравнительных методов.

Эволюционисты-экспериментаторы или же ученые, работающие комбинированными методами с участием эксперимента и математики, представляют эволюционный процесс отнюдь не в качестве давно прошедшего события. Самыми существенными они считают характеристики таких мельчайших отрезков эволюции, которые протекают на наших глазах, доступны прямому воздействию и поэтому могут быть проанализированы с достоверностью, характерной для современных экспериментальных исследований. В этом случае описание эволюции будет опираться на самые точные факты, т. е. на такой материал, который уже невозможно различно интерпретировать в зависимости от личных взглядов и умонастроений того

или иного ученого. Вот почему для многих представителей этого направления основной и самой важной моделью эволюции признается даже не весь процесс микроэволюции в целом, т. е. не вся совокупность исторических преобразований, происходящих еще в рамках вида, а только один шаг микроэволюции. Эволюционный процесс рассматривается этими учеными прежде всего как совокупность таких элементарных шагов эволюции. До сих пор, однако, нет полного единства в определении такого шага или акта эволюции. Одни ученые, преимущественно генетики, таким актом считают наименьшее из возможных изменение генотипа, т. е. появление одной мутации или же минимально возможное изменение генетической системы популяции, для чего необходимо не только удержание, но и распространение мутантного гена в популяции с определенной концентрацией. Единственным атрибутом эволюционного акта объявляется элементарный генетический сдвиг. Тем самым необходимый материал и одна из предпосылок эволюции отождествляется с самой эволюцией, а элементарный эволюционный акт ошибочно сводится к единичной мутации.

К менее последовательным генетическим определениям элементарного эволюционного акта следует отнести также такие, в которых этим актом признается длительное и векторизованное изменение генотипического состава популяции. Ясно, что к такого рода изменениям относятся эволюционные изменения всех без исключения степеней и масштабов. Под это определение подходят такие заведомо не элементарные для эволюции преобразования, как возникновение нового экотипа, вида и таксонов более высокого ранга.

Другие эволюционисты-экспериментаторы, преимущественно экологи, определяют элементарный эволюционный акт как наименьший из возможных адаптивных сдвигов популяции, обладающий известной степенью наследования (см., например: Завадский, 1967а, 1968; Шварц, 1969). Как бы ни различались точки зрения на характеристику элементарного эволюционного шага, или акта, но всех эволюционистов-экспериментаторов объединяет убеждение, что законы эволюции могут быть выведены только из точных знаний, доступных всестороннему прямому изучению (Шмальгаузен, 1946, стр. 7).

По-иному представляют себе эволюционный процесс биологи, изучающие его на «сверхвидовом уровне» методами описания и сравнения материалов, относящихся не к самому процессу эволюции, а к его результатам, т. е. к следствиям эволюции, тем или иным способом запечатленным в ископаемых остатках, в структурах, возникающих на разных стадиях онтогенеза, и т. п.

Для многих ученых, работающих в области макрофилогенетики, палеонтологии, эволюционной морфологии и сравнительной эмбриологии, эволюция представляется как совокупность преобразований, которые уже совершились в геологическом прошлом. Возникновение крупных таксонов (типогенез), органообразование и усовершенствование организации или по крайней мере приобретение каких-либо существенных структурных или функциональных «новинок» — вот круг явлений, которые, как правило, включаются этими биологами в понятие эволюции. Для этой группы биологов характерен ретроспективный и крупномасштабный подход. Он по существу является вынужденным, так как процессы, служащие объектом их изучения, протекали миллионы лет назад и длились в течение целых геологических периодов. Эти обстоятельства приводят к невысокой достоверности (точности) суждений и выводов. Однако они возводятся в методологический принцип изучения эволюции. В качестве «исторического метода» изучения «настоящей» эволюции эти подходы противопоставляются экспериментальному исследованию процессов микроэволюции.

Главным недостатком методов изучения макроэволюции является не их описательность или ретроспективность, а связанная с ними невозможность ее прямого причинного анализа. Так, например, еще столетие назад Т. Гексли (1927) писал, что «данные палеонтологии вполне совместимы с любой формой учения об эволюции» (стр. 144). Подчеркивая ограниченность возможностей палеонтологии, И. И. Шмальгаузен (1964а) считал, что «вопрос о факторах эволюции закрыт для нее не в меньшей степени, чем для морфологии» (стр. 8). Позднее эту же мысль по-иному сформулировал французский палеонтолог Ж. Лессертиссье (Lessertisseur, 1959): «Факты палеонтологии совместимы со всеми формами эволюционизма, включая сюда крайние формы идеалистических трактовок» (стр. 159). Е. Олсон (Olson, 1966) подчерки-

вает, что «палеонтология не давала и не дает в настоящее время материала для решения основных проблем эволюционной теории» (стр. 38).

Некоторые палеонтологи, не имея возможности объяснить причины эволюции и не располагая собственными средствами для исследования ее отдельных факторов и элементарных процессов, вынуждены опираться на отвергаемые ими экспериментальные работы по изучению микроэволюции или же — на всякого рода спекулятивные и квазинаучные трактаты. Отдельные ученые, игнорируя или недооценивая экспериментальные методы изучения эволюции, до сих пор не только отстаивают эту ошибочную линию, но и утверждают, что она является методологически наиболее правильной (Давиташвили, 1968). Между тем, если в основу понимания эволюции класть данные палеонтологии или других отраслей биологии, которые сами нуждаются в истолковании при помощи фактов, полученных более точными методами, то неизбежна опасность искаженного толкования ее причин и закономерностей. Наряду с этим неправомерно утверждение, что в современных экспериментально-математических исследованиях микроэволюции игнорируется исторический метод. Именно в этих современных исследованиях микроэволюции нашли свое прямое развитие те приемы изучения эволюции, которые особенно высоко ценил сам Дарвин.

Различия в подходах к объекту и в методах исследования привели эволюционистов-экспериментаторов и макрофилогенетиков не только к взаимному непониманию при определении понятия эволюции. Само содержание эволюции как явления природы они трактуют различно: или как очень небольшие преобразования популяций, причины которых могут быть точно установлены, или же как обширные преобразования, завершенные в давно прошедшее геологическое время, о причинах которых могут строиться лишь более или менее правдоподобные догадки.

Надо полагать, что наиболее полное и объективное определение эволюции может быть дано только на основе объединения усилий обеих групп биологов.

Влияние специальности ученого на подход к определению главных особенностей органической эволюции можно иллюстрировать еще и следующим примером. Для эволюционных морфологов эволюция в течение последних двух миллиардов лет — это последовательное накопление струк-

турных и функциональных изобретений гигантского масштаба, для эволюционных биохимиков — это всего лишь мелкие модификации основных типов химических соединений и циклов реакций, каждый из которых сложился, «может быть, на первых этапах развития жизни на земле» (Крепс, Манукян и др., 1964, стр. 211) и с тех пор обнаруживает исключительную стабильность.

К определению эволюции по-разному подходят из-за различий в понимании ее носителя и наименьшей единицы. *Организмоцентрическая концепция* такой единицей считает отдельно взятую особь и сводит эволюционный процесс к преобразованиям индивидов или к изменениям цепи онтогенезов. Наиболее полное выражение эта концепция получила в ламаркизме и в мутационизме. Примером организмоцентрического определения может служить высказывание Грассэ (Grassé et coll., 1966): «Эволюция в целом есть лишь по видимости целостное объединение историй индивидов, а на самом деле она — лишь их сумма» (стр. 801). Еще полвека назад эта точка зрения была единственной, хотя и противоречила самой основе селекционного принципа эволюции, так как для действия статистических сил отбора необходимо определенное множество воспроизводящихся из поколения в поколение индивидов. Возникшая недавно *популяционистская концепция* предполагает, что наименьшей единицей жизни, способной к эволюции, и специфическим ее носителем является местная популяция, т. е. часть населения вида, устойчиво заселяющая определенную территорию и имеющая численность, достаточную для надежной работы отбора (Завадский, 1961, 1967а, 1967б, 1968). Эта популяционная концепция эволюции воплощает в себе современный дарвинизм и служит фундаментом синтетической теории эволюции.

Таким образом, различия в понимании объема наименьшей единицы эволюции оказываются теснейшим образом связанными с разным пониманием причин и сущности эволюционного процесса (селекционный принцип, прямое приспособление, «переделка природы организма», мутационная теория эволюции и т. п.).

Принципиально различны определения эволюции также в зависимости от того, отождествляются ли законы филогенеза с законами онтогенеза или нет. Уже целое

столетие некоторые ученые рассматривают индивидуальное развитие как самую лучшую модель эволюционного процесса. Эта модель эксплуатировалась многими биологами — неспециалистами по эволюционным проблемам (эмбриологи, физиологи онтогенеза и т. п.), а также эволюционистами, стоявшими на телеологических и финалистических позициях, а в последнее время отдельными биокибернетиками и термодинамиками. Единственное достоинство этой модели — ее бесспорно большая доступность прямому изучению. Однако изображение эволюции как жестко детерминированного процесса, идущего по заранее заложенным строгим программам, покоится на недоказанной и противоречащей фактам аналогии.

Определение эволюции как процесса развертывания генетических программ, заложенных у истоков жизни на Земле, требует признать ее не совокупностью настоящих новообразований, а всего лишь перекодировкой. Другое понимание органической эволюции покоится на представлении о том, что это статистически детерминированный и изначально незапрограммированный процесс, т. е. особый тип развития, по ряду существенных признаков противоположный онтогенезу. Так, например, эволюция не ограничена во времени, не имеет заранее заданного срока окончания, в то время как любой индивид обладает строго ограниченными средними сроками жизни. Признание эволюции заранее незапрограммированным процессом еще не предрешает ответа на вопрос о характере влияния предшествующих состояний на последующие. Одни развивают идею о сходстве эволюции с цепями Маркова и отрицают значение такого рода влияний, а другие обращают внимание на явно кумулятивный характер эволюции, вследствие которого чем больше сделано эволюционных шагов, тем значимее для будущего становится характер прошлого. Узкая специализация — пример накопления таких ограничений, при которых эволюция в огромной степени теряет свободу и сохраняет возможность движения только по одному руслу. Однако и любой другой путь эволюции подчиняется принципу omnis determinatio est negatio. Совокупность ограничений, возникающих в процессе эволюции и исключающих возмож-

ность развития по многим направлениям, по-видимому, является не программированием по ходу развития, а напоминающим его по некоторым проявлениям процессом ограничения возможностей развития.

Наконец, определения эволюции зависят от понимания ее причин и характера движущих сил. Исходя, например, из того, что «эволюция есть чистый эктогенез», механоламаркизм признает, что «эволюционный процесс есть закономерный результат закономерного воздействия на организмы внешних условий» (Смирнов и др., 1924, стр. 198). Это определение дано с ложных исходных позиций. На самом деле эволюция, на каких бы уровнях ее не рассматривать, не является «чистым эктогенезом», а происходит вследствие взаимодействия внешних и внутренних противоречий. Кроме того, хотя в этом определении дважды употребляется слово «закономерный», оно остается слишком общим, так как не включает указаний на их содержание.

Сущность эволюции А. А. Любищев (1925а) видел в «филогенетическом преформизме». По его мнению, эволюция — процесс осуществления ранее заложенных зачатков, происходящий не только постепенно, но и скачкообразно (революционно) и включающий как усложнение, так и упрощение организмов (по терминологии автора — эманацию или инволюцию).

Исходные позиции, с которых давалось это определение, также ошибочны. Отрицать, что основой эволюции является возникновение действительно нового, его накопление и преобразование,— значит отрицать факты. Но столь же односторонне рассматривать эволюцию как чистый эпигенез, т. е. как одно сплошное, абсолютное новообразование. В качестве необходимого звена эволюция включает и процессы регулирования, ведущие к поддержанию устойчивости тех структур и функций, которые доказали свою эффективность. Эволюция не является филогенетически преформированной или же чистым эпигенезом. Она представляет собою аккумулятивный процесс, т. е. приобретение нового, удержание старого и нового и различные процессы преобразования, взаимодействие которых образует некоторый сплав.

Таким образом, хотя два признака из трех, приводимых Любищевым, в общем и верны (эволюция как един-

ство постепенных и скачкообразных изменений, а также как единство тенденций к усложнению и к упрощению организаций), в целом его определение следует признать в корне ошибочным.

Рассмотрим теперь слишком общие определения эволюции. В. Бок (Bock, 1965) рассматривает «органическую эволюцию просто как изменения организмов, происходящие во времени от поколения к поколению» (стр. 272). Попытки уточнения этого определения путем введения понятий о ее направленности или о наследственном характере этих изменений «только усложняют определение, не увеличивая его первоначальной точности» (там же). Любое определение эволюции, как полагает Бок, не может раскрыть все уровни изменений, возникающих в процессе эволюции (модификации в пределах видов, филетическое преобразование одних видов в другие, видообразование с увеличением числа новых видов, образование новых, более высоких таксонов). Нельзя протестовать против желания Бока не усложнять излишне определение эволюции. Но оно слишком общо и не включает некоторых существенных и обязательных элементов. Не всякие изменения организмов во времени, протекающие в ряду поколений, являются эволюционным процессом. Адаптивные модификации и другие изменения, возникающие на базе данного генотипа в порядке онтогенетических приспособлений, еще не являются эволюционным процессом. Чтобы получить статус эволюционных, изменения должны стать не только адаптивными, но также гармоничными по отношению к целому и необратимыми. Только после действия стабилизирующего отбора (или же отбора на сужение нормы реагирования) можно констатировать эволюционный сдвиг минимального уровня. Единичная рецессивная мутация много поколений может практически не затрагивать фенотипа, т. е. лежать ниже порога действия селективных сил. Изменение во времени налицо, но и в этом случае эволюции еще нет. Элементарный эволюционный сдвиг возникает только после того, как в результате селекции эта мутация войдет в состав генетической системы популяции (в виде элемента генетического комплекса, поддерживающего адаптивные фенотипы или же составляющего резерв наследственной изменчивости). Отсюда следует,

что в определение Бока необходимо добавить по меньшей мере два признака, которыми эволюционные изменения отличаются от изменений, еще не составляющих процесса эволюции даже на самом элементарном уровне, — адаптивность и необратимый характер изменений.

К слишком общим следует отнести и определение Н. Кузнецова (Kusnetzov, 1957): «Мы определяем эволюцию как естественный процесс, который является иерархическим, принципиально необратимым и прогрессивным» (стр. 60). Указанные три признака не характеризуют специфические черты именно биологической эволюции. В то же время здесь не упоминается о приспособительном содержании эволюции.

Существует много других определений эволюции, главным недостатком которых является то, что они слишком общи. А. Вандель (Vandel, 1958) определяет «органическую эволюцию как одно из проявлений более общего явления — эволюции мира» (стр. 21) и отмечает следующие ее признаки: изменчивость, эмерджентность (возникновение нового), непрерывность и преемственность форм. Не вдаваясь в обсуждение вопроса о достаточности этих признаков для определения всякого развития, следует обратить внимание на то, что Вандель не расчленяет всеобщие признаки развития и признаки, специфичные для биологической эволюции.

В трехтомнике «Эволюция после Дарвина», изданном в Чикаго в честь 100-летия со дня выхода в свет «Происхождения видов» (Tax (ed.), 1960, 1, стр. 1), эволюция определяется как «процесс необратимых изменений с возникновением новообразований, разнообразия и более высоких ступеней организации». Здесь перечислены некоторые существенные признаки эволюционного процесса. Но этим определением можно охватить и развитие, например, технических систем, в то же время в нем не упоминается приспособительный (адаптивный) характер эволюции.

В предисловии к последнему изданию книги «Эволюция. Современный синтез» Гексли (Huxley, 1963) определяет эволюцию как «природный самоуправляющийся и необратимый процесс преобразования, ведущий к возникновению нового, к увеличению разнообразия, к более сложной организации» (стр. 1). Хотя в этом определении и правильно подчеркивается, что эволюция является природным самосовершающимся процессом (а этим самым

накладывается ограничение, не позволяющее распространить его, скажем, на эволюцию технических систем), в остальном оно сходно с определением из чикагского сборника и страдает тем же недостатком.

Эволюция характеризуется многими чертами, но с позиций дарвинизма наиболее существенной ее чертой, которая обязательно должна быть поставлена на первый план, является ее приспособительный характер. Еще К. А. Тимирязев (1890, стр. 108) определял органическую эволюцию как исторический процесс преобразования организмов, «коренной, основной чертой» которого является его целесообразность, а ее причиной — естественный отбор.

С таких же позиций определял эволюцию и А. Н. Северцов (1925, стр. 54), согласно которому «филогенетическое развитие в общем и целом представляет собою приспособительный процесс». Наиболее общее определение эволюции, писал он в другой работе, должно включать в себя указание на процесс выработки новых приспособлений (1922, стр. 11), т. е. на биологический прогресс (выживание в борьбе за существование, рост численности, увеличение географического ареала).

Позднее Шмальгаузен (1940а, стр. 73) усилил это дарвинистское понимание сущности эволюционного процесса: «Вся эволюция покоится в общем на непрерывном процессе приспособления к меняющейся среде (через естественный отбор наиболее приспособленных)». Самыми основными процессами, характеризующими эволюцию, Шмальгаузен считал «возникновение приспособлений (адаптациогенез)» и «процесс приспособительного преобразования организмов (адаптациоморфоз)» (1964, стр. 459). Это не значит, что определение эволюции Шмальгаузен исчерпывал этой характеристикой. Он перечислял много важных признаков биологической эволюции, таких как образование нового, увеличение многообразия, единство непрерывности и прерывистости, аккумулятивность, направленность, необратимость, саморегулирование и т. п. Но в основе лежит самый капитальный признак — ее приспособительное содержание и направление.

Вот почему и в последних своих работах, посвященных кибернетическим проблемам эволюции, Шмальгаузен (1968) подчеркивал, что эволюция — это «процесс исторического развития организмов», который «выражается в непрерывном приспособлении организмов» (стр. 38).

Основными и общими признаками органической эволюции А. А. Парамонов (1945) считал непрерывность, накопление новых изменений, ведущее к перерывам непрерывности, приспособительный характер, необратимость и неповторимость. В число этих признаков он включает также и «повышение организации», но тут же пишет, что «эволюция может осуществляться и без повышения организации» (стр. 10, 11). В более поздней работе Парамонов (1967) еще определеннее формулирует, что эволюционный процесс — это процесс адаптивных преобразований и что «центральная задача эволюционной теории — исследование причин и форм адаптиогенеза» (стр. 343).

Интересно определение эволюции, приведенное в Британской энциклопедии: «Процесс эволюции в общем виде — это возникновение комплексных адаптаций общего значения, быстрый взрыв адаптивной радиации и далее медленная ортогенетическая эволюция по каждому из направлений» (Wright, 1964, стр. 8). Здесь правильно подчеркнуто, что основой эволюции является адаптациогенез. Спорным же является сведение общего определения эволюции к описанию фаз, а также характеристики самих фаз (всегда ли адаптивная радиация носит характер быстрого взрыва, а следующая фаза — медленного ортогенеза?). Здесь же Райт определяет «элементарный эволюционный процесс как простое изменение частоты гена или изменение в структуре хромосомы». Это определение элементарного эволюционного процесса ничего не говорит собственно о самой эволюции, а относится только к ее элементарной генетической предпосылке. В самом деле, далеко не всякое изменение частоты гена и не всякая хромосомная перестройка могут иметь хотя бы и элементарное эволюционное (т. е. адаптивное) значение. Надо отличать элементарную генетическую предпосылку (или условие) эволюции от самого элементарного эволюционного процесса. Последний должен содержать основные признаки, характеризующие эволюцию, и не может быть сведен к одной из предпосылок эволюционного процесса, как бы она ни была важна. Изменение структуры хромосомы или частоты гена может быть признано эволюционно значимым только после селективной апробации.

Позднее в статье «Эволюция и генетика популяций» С. Райт (Wright, 1968) подчеркивает, что в общую характеристику эволюции кроме ее адаптивного характера вхо-

дит также и ее аккумулятивность. Такая постановка вопроса правильна. Развитие нельзя приравнять к сумме чистых новообразований; оно представляет собою ассимиляцию, т. е. не только постоянное накопление новообразований, их сохранение, но в то же время и преобразование старой организации и новых «изобретений». Н. П. Дубинин (1966, стр. 614) считает, что «основой эволюции служит процесс интеграции мутаций, совершающихся под действием естественного отбора», что «эволюция приспособлений базируется на интеграции генных систем» (Дубинин и Глембоцкий, 1967, стр. 146). Здесь за самое существенное в эволюции правильно берется ее приспособительный характер, создающийся механизмом отбора. Однако вряд ли за основу эволюции следует принимать сами по себе процессы интеграции мутаций или интеграции генных систем без упоминания о фенотипической основе функции отбора. Фундаментом эволюции все-таки является процесс смены адаптивных норм, обеспечивающий с помощью отбора достаточную для сохранения вида выживаемость организмов. Сохранение наиболее пригодных генетических программ есть следствие отбора наиболее адаптивных фенотипов.

А. Л. Тахтаджян (1966) определяет эволюцию «как процесс распространения единично возникающих наследственных изменений (мутаций) на некоторое множество организмов (популяцию или систему популяций)», происходящий на основе «постоянно действующего механизма естественного отбора» (стр. 7). Далее он подчеркивает, что эволюция — это стохастический непрограммированный процесс, род стратегической игры популяции со средой.

Если в определение эволюции введено понятие об отборе, необходимо ввести в него и понятие об основном и главном содержании и результате его действия. А таким результатом является, разумеется, не сам по себе процесс диффузии мутантного гена (который может произойти без участия отбора — у рециссива или даже вопреки отбору — в случае включения слабовредного доминантного гена в высокоэффективную генетическую систему); им является адаптивный характер эволюции.

Наиболее полное и, с нашей точки зрения, лучшее определение эволюции предложили Ф. Добжанский и Е. Безигер (Dobzhansky et Boesiger, 1968). Они выделяют глав-

ные особенности биологической эволюции. Приводим их в нашем изложении. 1. Эволюция — творческий процесс. Ее основой является «возникновение новшеств», опирающееся на существование практически неограниченных возможностей перекомбинации генов. 2. Наличие новшеств необходимо, но недостаточно для эволюции, так как биологически ценны только новшества, обеспечивающие выживание особи и вида. 3. Оценка новшеств — кибернетический процесс естественного отбора, закономерно приводящий популяции и виды в гармонию с окружающей средой и накапливающий в генотипах информацию о прошлых и настоящих окружающих условиях. 4. Эволюция совершается путем проб и ошибок, так как естественный отбор «оппортунистичен»: он приспосабливает вид к условиям, существующим только в данное время и в данном месте. Приспособление к данной среде может затруднить приспособление к будущей среде: эволюция всегда включает риск неудачи (ее «оппортунизм» содержит опасные моменты, связанные со специализацией). 5. Эволюция противоположна онтогенезу, который совершается по заранее заданной программе. Эволюция — это непрограммированное (нецеленаправленное) развитие. 6. Преемственность — фундаментальное свойство эволюции: каждое изменение обусловлено предшествующими изменениями и обусловливает те изменения, которые последуют за ними. Поэтому для эволюции необходима и преадаптация.

Занимаясь построением теории биологических систем, Г. Кастлер (1967) сущность эволюции определяет как «возникновение информации из шума» (стр. 29), т. е. создание новой информации с помощью «запоминания случайного выбора» (там же). В этом определении кратко выражена селекционная основа процесса эволюции, и поэтому его можно считать образцом лаконичных и в то же время глубоких определений эволюции. Следует подчеркнуть, что сама возможность появления таких превосходных определений всецело связана с выражением биологических процессов на языке кибернетики.

Толкование эволюции в понятиях кибернетики и теории игр призвано придать новые грани основному представлению об эволюции как об адаптациогенезе, углубить и расширить его (как это сделали Кастлер и Винер). Иногда делается упор на вопрос о повышении помехоустойчивости каналов связи с помощью повторения сиг-

налов и создания избыточной информации, т. е. на способах защиты уже существующих систем от дезинтегрирующего действия шумов (помех, т. е. мутаций). Этот вопрос очень важен, но логически он вторичен, так как вначале надо обсудить механизмы возникновения и накопления изменений и новой организации, а затем уже — способы защиты уже возникшей и доказавшей свою ценность организации.

Таким образом, эволюционный процесс — это прежде всего образование новых адаптаций, их накопление и координация. Эволюция была бы невозможна и без повышения устойчивости и надежности действия таких новых адаптаций.

§ 2. Эволюционная теория и эволюционная биология

Развитие биологии характеризуется сложными процессами дифференциации и интеграции отраслей и направлений (подробнее см.: Завадский, 1960, 1969). Возникновение эволюционной теории и становление ее в качестве особого раздела биологии, а также формирование целой группы новых дисциплин и направлений, применивших исторический метод и начавших изучение различных сторон процесса эволюции, возможно, было самым ярким проявлением таких тенденций в биологии.

Тимирязев (1922), а затем Шмальгаузен (1969) превосходно показали, что дарвинизм как научная теория эволюции возник путем синтеза огромной массы разнообразных биологических знаний и данных практической селекции. Выделившись в самостоятельную область знания, эволюционная теория вскоре стимулировала развитие эволюционных направлений у многих биологических наук (в систематике, палеонтологии, морфологии, эмбриологии, биогеографии). Данные этих направлений в свою очередь оказывали влияние на теорию эволюции, так что между ними возникли сложные взаимодействия. Образовался комплекс отраслей эволюционной биологии, задача которого в течение первых 30—40 лет своего существования состояла в доказательстве эволюции как явления природы, а затем — в ее описании. В этот период эволюционные направления указанных наук приносили еще

мало пользы ей самой, так как не располагали фактами, которые могли бы существенно углубить знания причин и законов эволюции.

В XX в. эволюционная биология пополнилась рядом новых отраслей. Среди них главными были эволюционная генетика и цитология, эволюционная экология, эволюционная биоценология, эволюционная биохимия и физиология. Эти новые направления глубоко проникли в познание отдельно взятых факторов эволюции, таких как изменчивость, наследственность, динамика численности, изоляция, плотность популяции и др. Их влияние на эволюционную теорию было очень глубоким. Взаимодействие эволюционной теории и новых направлений эволюционной биологии оказалось столь прочным, что теперь иногда трудно различать границы между самой эволюционной теорией и другими направлениями современной эволюционной биологии. Надо подчеркнуть, что и в настоящее время эволюционная теория выступает теоретическим ядром эволюционной биологии.

Некоторые авторы отмечают, что вклады в эволюционную теорию делали биологи разных специальностей. Это давало повод для утверждения, что эволюционной теории как особой отрасли науки не существует. Например, в предисловии к третьему изданию книги «Генетика и происхождение видов» Добжанский (Dobzhansky, 1953) писал, что до сих пор те или иные гипотезы эволюции выдвигались в различных ветвях биологии и только в наши дни возникает монолитная эволюционная биология. При этом, однако, не было уточнено, что ее автор именует «эволюционной биологией» — совокупность отраслей и направлений биологии, изучающих различные стороны эволюционного процесса, или же результаты современного синтеза данных о причинах и законах эволюции, т. е. собственно «теорию эволюции». Добжанский оставил открытым вопрос о степени обособленности эволюционной теории и о ее месте среди других отраслей эволюционной биологии.

В превосходно написанной вводной главе книги Э. Майра «Вид у животных и эволюция» (1968), носящей название «Эволюционная биология», вопрос о статусе эволюционной теории также оставлен в стороне.

Обсуждая место эволюционного учения в биологии, Н. В. Тимофеев-Ресовский с соавторами (1969) правильно

пишут, что «эволюционная теория требует самостоятельной разработки» (стр. 10), так как без нее невозможно развитие всех отраслей современной биологии. Однако далее как особое научное направление характеризуется не эволюционная теория, а эволюционная биология в целом. Не эволюционная теория, а именно эволюционная биология рассматривается «объединяющей общебиологической дисциплиной» (стр. 11). На самом же деле ясно, что объединяющей общебиологической дисциплиной является не весь комплекс эволюционной биологии, а лишь теоретическое его ядро — эволюционная теория.

Одним из доводов против признания эволюционной теории самостоятельной отраслью биологии служит то, что в современных условиях каждый из порознь взятых факторов эволюции исследуется особой наукой. В связи с этим возникает вопрос: не утратила ли эволюционная теория свой предмет. В первые десятилетия своего существования после синтеза, осуществленного Дарвином, эволюционная теория пыталась самостоятельно изучать отдельные факторы эволюции. В ее ведении находилось исследование изменчивости, наследственности, динамики численности, внутри- и межвидовых отношений, изоляции и т. п.

В XX в. исследование отдельных факторов эволюции стало предметом вновь возникших специальных наук. Однако предмет эволюционной теории (изучение причин и законов органической эволюции) полностью сохранился. Коренное же отличие современной эволюционной теории от таковой времен Дарвина или конца прошлого века состоит в том, что теперь она исследует не отдельно взятые факторы эволюции, а их специфическое взаимодействие, вызывающее адаптивно-направленные преобразования популяций. Вместе с тем следует подчеркнуть, что вот уже более 110 лет проблема естественного отбора как ведущего взаимодействия многих факторов эволюции и главного его закона не переставала оставаться стержнем научной теории эволюции.

Против признания эволюционной теории самостоятельной отраслью биологии часто применяется довод, связанный с одной специфической ее чертой — наличием необычайно большого для естественной науки числа разнообраз-

ных и часто противоположных гипотез. Действительно, после создания теории Дарвина были предложены многие десятки концепций эволюции, авторы которых не только дополняли и исправляли уже существующее учение, но и делали попытки сформулировать новые теории эволюции, основанные на недарвиновских принципах. Даже сам дарвинизм, как это будет показано ниже, распался на несколько разновидностей. Возникли и получили то или иное распространение многочисленные недарвиновские и антидарвиновские теории эволюции. Даже в последние десятилетия, после создания синтетической теории эволюции, все еще продолжается фабрикация различных односторонних гипотез эволюции. Число и разнообразие этих гипотез столь велико, что их классификации посвящен следующий параграф.

Разнообразие и противоречивость гипотез не могут служить аргументом против выделения эволюционной теории в качестве особой отрасли биологии. Оно объясняется как особой сложностью объекта исследования и недостаточностью методов изучения, так и еще неглубоким проникновением в сущность предмета, а также слабостями методологических позиций ряда ученых.

Причины и законы эволюции представляют собой сплав многих факторов и столь сложны, что относительная роль каждого из них до сих пор часто остается не до конца ясной и еще во многом спорной. Поэтому создается возможность разных, в том числе и взаимоисключающих, толкований значения отдельных факторов эволюции. Тенденция к односторонней трактовке причин эволюции часто связана с ограничивающей ролью специальности ученого. Так, например, некоторые генетики склонны недооценивать значение экологических и биоценотических факторов или роль так называемой ненаследственной изменчивости, а палеонтологи — всей совокупности экспериментально установленных данных о механизмах микроэволюции (т. е. адаптивных преобразований популяций, не выходящих за рамки вида).

Вновь выдвигаемые гипотезы десятилетиями сохранялись в положении не подтвержденных, но и не опровергнутых. Их нельзя причислить к «рабочим гипотезам», характерным для современного естествознания.

Лишь с формированием современной синтетической теории эволюции, т. е. в последние 30 лет, в эволюционной

теории начала складываться качественно новая ситуация. В отличие от множества других теорий «синтетическая теория эволюции» включила в свое содержание все обобщения, сделанные в прошлом, правильность которых была подтверждена экспериментально (подробнее об этом см.: Завадский, 1971а, 1971б).

Прежде всего она полностью подтвердила предположение Дарвина об естественном отборе как о движущей силе процесса эволюции. Оказалось, что сущность эволюции состоит в адаптивных преобразованиях, вызываемых, регулируемых, накапливаемых и интегрируемых естественным отбором. Синтетическая теория эволюции доказала, что естественный отбор поддерживает и улучшает органическую целесообразность, ведет к видообразованию, к увеличению прерывистого многообразия форм с сохранением общего единства организации и, наконец, к общему усовершенствованию организации, связанному с колоссальным снижением смертности и рождаемости, с возрастанием надежности, экономичности и эффективности живых систем. Синтетическая теория эволюции разработала учение о формах естественного отбора. Многие явления и процессы, которые послужили в свое время основами для создания ошибочных гипотез эволюции (например, гибридогенеза, преадаптационизма, макромутационизма, ортогенеза и пр.), были рационально объяснены и нашли свое место в системе синтетической теории эволюции.

В задачу синтетической эволюционной теории входит изучение причин и законов преобразования популяций, видообразования и адаптациогенеза, ведущего к более крупным историческим изменениям (к образованию крупных таксонов, органообразованию, эволюции онтогенеза, способов размножения, форм индивидуальности и др.), а также исследование общих законов организации субстрата эволюции и в первую очередь организации элементарной единицы эволюционного процесса — местной (локальной) популяции.

Многие отрасли эволюционной биологии с различных сторон изучают процесс эволюции, но ни одна из них, кроме эволюционной теории, не исследует такие взаимодействия между отдельными факторами эволюции, которые выступают в качестве ее причин и законов.

Таким образом, со времен Дарвина и до наших дней эволюционная теория имеет специфический предмет изучения. Только она исследует общие причины и законы эволюционного процесса.

В соответствии с этим нами было предложено определение эволюционной теории как науки об общих законах исторического развития живой природы и о принципах организации единиц живого, к которым приурочен эволюционный процесс (Завадский, 1957а, 1965, стр. 739). Эволюционная теория входит в состав комплекса отраслей и направлений эволюционной биологии как его фундамент, и было бы ошибочно отождествлять эволюционную теорию с эволюционной биологией.

Эволюционная теория выполняет функцию синтеза всех знаний об эволюции и экстрагирования из них всего самого существенного для познания тех взаимодействий между факторами эволюции, которые вызывают сам процесс эволюции и обусловливают его характеристики, т. е. для познания ее движущих сил.

§ 3. Классификация теорий эволюции

В современной эволюционной теории ключевое положение заняла синтетическая теория эволюции (СТЭ), а другие концепции все более утрачивают свое значение. СТЭ объединила не только ядро дарвинизма с популяционной генетикой, популяционной экологией и данными других отраслей биологии, но постепенно включает в себя в качестве подчиненных элементов отдельные факты и обобщения, входившие ранее в состав различных концепций эволюции (гибридогенез, мутационизм, преадаптационизм, ортогенез, миграционная гипотеза и пр.). Поэтому может показаться, что классификация теорий эволюции — задача неактуальная. Однако следует помнить, что было предложено много разнообразных эволюционных гипотез, и процесс их создания продолжается до наших дней. Уже одно это вызывает потребность в их классификации. Надо иметь в виду и очень сложную природу этого разнообразия. Концепции эволюции различаются, как правило, по многим существенным признакам, каждый из которых может быть использован в качестве кри-

терия для их классификации как сам по себе, так и в различных комбинациях с другими. Эти признаки могут быть как самыми общими, так и весьма конкретными. Так, например, эволюционные теории по общефилософским критериям можно классифицировать на материалистические и идеалистические, диалектические и метафизические. Однако создать такую классификацию трудно, так как части одной и той же концепции могут иметь разную философскую основу, и для выяснения того, какая же из них полнее отвечает сущности теории, в некоторых случаях потребовались бы десятилетия дискуссий. Кроме того, если бы классификация концепций эволюции по философским критериям и была бы создана, она оказалась бы слишком общей, а поэтому недостаточной.

Концепции эволюции различаются также по ряду других, весьма общих признаков. Так, например, они могут различаться по степени фактической обоснованности. Удачная классификация по этому критерию позволила бы найти объективные различия между концепциями, которые заслуживают названия научной теории, рабочей гипотезы или же могут квалифицироваться лишь как спекулятивные построения. Правда, и в этом случае возникают трудности из-за сложности определения того, что же является «фактом», особенно в экспериментальных исследованиях, а что является лишь его интерпретацией. Существует много примеров, когда за факты принимались артефакты, и чисто спекулятивное построение признавалось строго обоснованным.

Концепции эволюции могут различаться по степени новизны их фактической основы или обобщений. Они могут быть оригинальными и подлинно новыми, либо включать новое только в качестве элементов разного значения, либо, наконец, представлять собой простую компиляцию.

По способу обобщения концепции эволюции могут подразделяться на истинно синтетические, в разной степени эклектические и односторонние, опирающиеся на абсолютизацию какого-либо одного фактора.

По широте охвата проблематики концепции эволюции можно подразделять на универсальные, в разной степени широкие и, наконец, весьма узкие концепции, имеющие частное значение (хотя иногда и претендующие на универсальность).

В некоторых классификациях существует несоответствие между названием и содержанием. Например, гипотеза, названная «творческим дарвинизмом», на самом деле по своему содержанию была механоламаркистской, точнее, жоффруистской концепцией, дополненной сальтационизмом. Иногда однотипные концепции фигурируют под разными названиями (аристогенез, аллелогенез, номогенез, перфекционизм, батмогенез и др., являющиеся по существу лишь разновидностями телеологической доктрины эволюции).

При классификации эволюционных учений надо учитывать, что теоретическое ядро многих из них может сохраняться неизменным на протяжении десятилетий, хотя общий облик учения меняется за счет перемены системы аргументов, использования новых экспериментальных доводов, данных вновь появляющихся наук и т. п. Такова, например, эволюция дарвинизма от классического его типа к современной синтетической теории эволюции. Общий облик концепции иногда менялся настолько, что это вело к ошибочному исключению тех или иных воззрений из числа дарвинистских. Так было с неодарвинизмом. Подобные трудности возникают не всегда. Например, эволюция механоламаркизма от аргументации, опиравшейся на данные описательной биологии, через поиск экспериментальных доводов к современным его разновидностям (молекулярно-химический ламаркизм, гормональные гипотезы и т. п.) протекала так, что, несмотря на большие изменения общего облика концепций, особых затруднений для их классификации не возникает.

Сильно затрудняет классификацию концепций эволюции также то, что многие из них создавались путем комбинирования элементов, заимствованных из различных теорий эволюции. Можно привести случаи, когда они, резко различные в целом, бывают составлены почти из одинаковых частей. Их различие объясняется лишь способом их организации. Создание новой теории путем «монтажа» готовых деталей является в принципе вполне правомочным приемом, на основе которого может быть достигнут действительно новый синтез знаний. Созданные таким путем теории различаются по тому, сколь доброкачественны элементы, из которых они построены, какое значение придается тому или иному из них, как сочетаются они в «блоки», и т. д. Нет оснований отвергать

подобный прием формирования эволюционных концепций, как «философский эклектизм, стремление построить новую теорию, взяв по одной удачной мысли от каждого из предшественников» (Филипченко, 1926, стр. 110). Разумеется, если концепция образует конгломерат плохо связанных друг с другом частей, то уже одно это определяет малую степень ее ценности. Однако следует помнить, что все эволюционные концепции новейшего времени содержат элементы, заимствованные из сравнительно небольшого числа основных учений, и представляют собой по существу различные их комбинации.

Естественно, что в первые десятилетия после выхода в свет «Происхождения видов» еще достаточно было простого описания концепций в хронологическом порядке (Ролле, 1865; Шмидт, 1876; Duval, 1886; Шимкевич, 1895, и др.). Иные требования должны быть предъявлены к работам, в которых обсуждается развитие эволюционной теории в более позднее время. Следовало бы ожидать хотя бы попытки дать рациональную классификацию эволюционных учений в крупных монографиях по истории биологии (Radl, 1909; Nordenskiöld, 1926, и др.). Однако и в таких книгах все ограничивалось изложением материала в хронологическом порядке.

В книге И. Делажа и М. Гольдсмит (1916), которая посвящена теориям эволюции последарвиновского времени, довольно подробно рассматриваются многие концепции эволюции (дарвинизм, неодарвинизм, теория В. Ру о «борьбе частей», неоламаркизм, ортогенез, теория органического отбора, мутационизм, теории миграции и физиологического отбора). Однако их классификация по существу сводится лишь к группировке вокруг двух течений, признаваемых главными: дарвинизма (или, вернее, неодарвинизма) и неоламаркизма. «Все остальные теории и объяснения, — утверждают авторы, — группируются вокруг этих двух полюсов естественнонаучной мысли, приближаясь к тому или другому из них» (стр. 170). Такое подразделение недостаточно, так как при этом выпадают все сальтационистские и телеологические концепции эволюции, генетический антидарвинизм и т. п.

Ю. А. Филипченко (1926) рассматривает развитие эволюционной идеи в биологии, анализируя воззрения отдельных ученых также в хронолого-описательном порядке. В соответствии с этим он выделяет дарвинизм, неодарви-

низм (А. Уоллес и др.), неоламаркизм (Г. Спенсер и др.), взгляды Э. Геккеля и т. д. Особняком рассматриваются мутационные теории Коржинского и де Фриза. Логическая связь этих концепций друг с другом им не обсуждается.

Т. Г. Морган (1926) пишет о «четырех великих эволюционных теориях», к которым он относит: жоффруизм, или теорию эволюции через прямое приспособительное воздействие среды; ламаркизм — приспособление с помощью упражнения и неупражнения; «принцип развертывания» К. Нэгели и В. Бэтсона; дарвинизм, или теорию естественного отбора. Пятой, по его мнению, должна стать генетическая концепция эволюции, центр тяжести которой перемещен к выявлению мутагенеза (стр. 17, 18). Морган справедливо выделяет жоффруизм из ламаркизма, однако ламаркизм им характеризуется неполно (нет психоламаркизма и ортоламаркизма). В этой классификации отсутствуют такие концепции, как телеогенез и финализм. Неправомерно в классификации Моргана и то, что генетическую теорию эволюции он целиком вынес за пределы дарвинизма.

Согласно Л. Плате (1928, стр. 151), главными эволюционными теориями являются: дарвинизм, в состав которого кроме учения Дарвина и неодарвинизма (Вейсман) он включал также гипотезу де Фриза, ламаркизм (Ламарк, учение Эймера об ортогенезе и неоламаркизм А. Паули, Р. Франсэ и А. Вагнера), механо-физиологическая теория Нэгели и, наконец, витализм (Г. Дриш, Э. Гартман и др.). Эта классификация неполна, так как выпали, например, сальтационистские учения. Ламаркизму почему-то противопоставлена теория Нэгели, являющаяся разновидностью неоламаркизма, витализм ошибочно рассматривается как особый тип эволюционной теории и т. п. Недостатки этой классификации отчасти объясняются тем, что Плате обсуждает только два критерия: происхождение новых наследственных изменений и происхождение приспособлений, оставляя в стороне такие признаки, как понимание размера элементарного шага эволюции, трактовку направленности эволюции.

М. Коллери (Caullery, 1931), помимо трех больших групп концепций: ламаркизма, дарвинизма и мутационизма, упоминает еще об ортогенезе Т. Эймера, апогенезе Г. Пржибрама, аллелогенезе А. Ляббэ и др. (стр. 242). Несовершенство этой классификации ведет к необходи-

мости описания отдельных концепций, избранных авторами по соображениям субъективного порядка.

Дефекты подобных попыток классификации теорий эволюции были замечены давно, и некоторые авторы начали разрабатывать основы иных подходов. Одним из них был подход, опирающийся на логическое содержание концепций эволюции. Так, Л. С. Берг (1922а) пытался разграничивать эволюционные теории в зависимости от понимания целостности организма (стр. 18), а также в зависимости от того, признает ли данная теория существование новообразований в эволюции (стр. 70). Однако избранные критерии оказались недостаточными, и он вынужден был выделить многие теории (гетерогенеза, гибридогенеза, симбиогенеза, номогенеза и др.), прибегая уже к простому их перечислению.

Плате (1928) пытался также выйти за пределы хронологического описания. В зависимости от того, как решается проблема наследования приобретенных признаков, он делит эволюционистов на три лагеря: чистых ламаркистов (только прямое приспособление), неодарвинистов (только отбор мутаций) и чистых дарвинистов (признание обоих принципов). Однако этим критерием не улавливаются такие концепции, как теория «гетерогенного размножения» А. Келликера, гибридогенез Дж. Лотси, целое семейство финалистических гипотез и т. п.

Б. М. Козо-Полянский (1925) подразделял концепции эволюции в зависимости от локализации движущих сил на три группы: автогенез (номогенез), эктогенез и «эклектические концепции» (стр. 17), включающие различные комбинации автогенеза и эктогенеза. При этом автогенез отождествлялся Козо-Полянским с номогенезом, хотя на самом деле автогенез — понятие гораздо более широкое. К этой группе Козо-Полянский справедливо относил все теории, признающие, что процесс эволюции независим от внешних условий и может идти даже им наперекор, движимый в заранее определенном направлении благодаря тому, что в организмах заложена особая сила, вызывающая прогрессивное развитие. Козо-Полянский полагал, что гипотезы этой группы можно подразделять в зависимости от того, указывается ли место локализации этих «сил» или же нет (например, Нэгели эту силу локализовал в механике идиоплазмы, Берг — в стереохимических свойствах белка, а Ламарк, Оуэн, Дриш и другие считали,

что эта внутренняя сила в принципе пелокализуема). Эктогенез, по Козо-Полянскому, — это совокупность теорий, признающих, что процесс эволюции осуществляется воздействиями внешних условий и лишен предопределенности. Он считает, что эктогенетические гипотезы включают две группы концепций. К первой из них он относит теории, признающие примат духа (воли, сознания) над материей, т. е. все психовиталистические и психоламаркистские гипотезы эволюции. С философской точки зрения, Козо-Полянский правильно квалифицировал эти гипотезы как эктогенетические в том смысле, что воздействие духа на материю должно быть признано воздействием «извне». Ко второй группе Козо-Полянский (1925) относит теории эволюции, отрицающие роль сознания и воли в качестве формообразующих факторов и отводящие организмам лишь пассивную роль, а активную роль приписывающие воздействию материальных свойств среды (стр. 20). Сюда он включал жоффруизм — теорию эволюции путем прямого приспособления и дарвинизм — теорию эволюции путем естественного отбора. Такое сближение существенно разнородных и противоположных концепций не может не вызвать желания критически пересмотреть сам подход Козо-Полянского к определению эктогенеза. Трудно согласиться с автором, что деления теорий эволюции на автогенетические, эктогенетические и эклектические достаточно для полного упорядочения всего их разнообразия. Ошибочно и сведение дарвинизма к эктогенезу (стр. 20). В действительности дарвинизм является концепцией, основанной на признании диалектического единства внешнего и внутреннего в эволюционном процессе. Селекционизм — это не автогенез, не эктогенез и не их эклектическое соединение. Это основное и самое глубокое решение проблемы движущих сил эволюции. Классификация Козо-Полянского включает в группу эктогенеза весь неоламаркизм, в то время как психоламаркизм и ортоламаркизм в своей основе — концепции автогенетические.

Оригинальна классификация, предложенная М. М. Местергази (1930), схема которой приведена ниже.

Положительна попытка построить единую классификацию на нескольких основаниях. Однако эта схема имеет и недостатки. Понятия «эктогенез» и «автогенез» употребляются не для обозначения толкований локализации причин эволюции, а для обозначения различных подхо-

дов генетиков к пониманию причин мутагенеза. Эта путаница привела к тому, что дарвинизм представлен в виде простой совокупности эктогенеза и автогенеза. Кроме того, из этой классификации выпали все мутационно-катастрофические теории.

Парамонов (1945) подразделял теории эволюции только по их отношению к дарвинизму. С его точки зрения, дарвинизм является нерасчлененным далее учением, а антидарвинизм представляет собой «конгломерат теорий, которые ставят своей целью опровергнуть учение о естественном отборе как творческом факторе органической эволюции, а вместе с этой теорией и материализм в биологии» (стр. 412). Сведение сущности и целей всего комплекса эволюционных концепций, кроме дарвинизма, к столь негативным задачам едва ли правильно. В состав антидарвинизма включаются автогенез и неоламаркизм. Автогенез представлен телеологическим ортогенезом, холизмом, теорией эмерджентной эволюции, аристогенезом, неовитализмом, теорией преадаптации. Неоламаркизм Парамоновым подразделяется на психоламаркизм и механоламаркизм. К своеобразным формам антидарвинизма он причисляет «неодарвинизм (вейсманизм)», а также «мутационизм и формально-генетические представления», включающие в себя концепции гибридогенеза и антиэволюционизма Гериберта Нильсона.

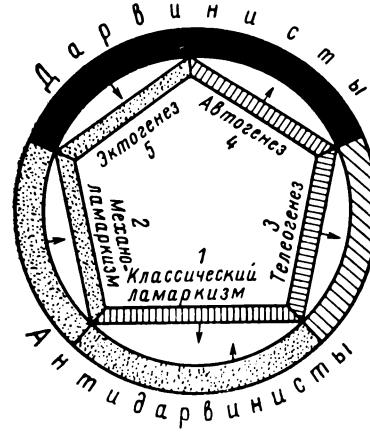


Схема эволюционных теорий. Круг (дуги) — фенотипы; пятиугольник (хорды) — зародышевая плазма; пунктир — эктогенная изменчивость; штрих — автогенная изменчивость; черный цвет — отбор как фактор, направляющий эволюцию. 1 и 2—признание наследования приобретенных признаков (из Местергази, 1930, стр. 86).

В этой классификации необоснованна бифуркация на автогенез и неоламаркизм, так как неоламаркизм включает в свой состав много автогенетических теорий и тео-

рий, построенных на механическом сочетании экто- и автогенеза. Подразделение же автогенеза основано на перечислении совершенно неравноценных направлений, одни из которых объединяют такие широкие семейства теорий, как телеологический ортогенез, включающий многие десятки конкретных учений, другие — такие отдельные концепции, как аристогенез (Осборн). Кроме того, в этом перечислении стоит неовитализм, т. е. концепция жизни, которую неправильно квалифицировать как теорию эволюции. В состав неоламаркизма следует включать еще и ортоламаркизм, как это сделано нами в гл. 6. К другим недостаткам этой классификации следует отнести аттестацию неодарвинизма как одной из форм антидарвинизма, а также включение неокреационизма в классификацию теорий эволюции.

Шмальгаузен (1964а) выражает несогласие с часто встречающейся формой классификации эволюционных теорий по типу: ламаркизм-неоламаркизм, дарвинизм-неодарвинизм, потому что при таком подходе не вскрывается огромная разница между учением Ж. Ламарка и современными формами ламаркизма, а также различия между классическим дарвинизмом и неодарвинизмом (стр 178). Поэтому, например, группу теорий ламаркизма и неоламаркизма он подразделяет на идеалистические и механистические, затем — на автогенетические и эктогенетические, с одной стороны, и на психоламаркизм и механоламаркизм — с другой.

В. И. Полянский (1947), так же как и Парамонов, все теории эволюции делит на дарвинистские и антидарвинистские. Антидарвинизм подразделяется им на неоламаркизм и неодарвинизм. Неоламаркизм включает в себя психоламаркизм и механоламаркизм (а об ортоламаркизме не упоминается). Автогенез и эктогенез рассматривались им лишь как разновидности механоламаркизма (стр. 99). Помимо этих групп концепций автор перечисляет ряд гипотез и теорий эволюции (аллелогенез, аристогенез, хологенез, номогенез, воззрения на эволюцию Бойрлена, Соболева и др.).

Классификации Парамонова, Шмальгаузена, Полянского, а также И. М. Полякова (1941) имеют следующие недостатки: основные типы эволюционных теорий не могут быть сведены к двум — дарвинизму и антидарвинизму. Разграничение антидарвинизма на неоламаркизм и автоге-

нез логически ошибочно, так как неоламаркизм включает в себя как автогенетические концепции, так и эктогенетические, а автогенез в свою очередь включает в себя многие неоламаркистские представления. Кроме того, неправильна традиционная для того времени квалификация неодарвинизма как своеобразной формы антидарвинизма. Представление о дарвинизме как об абсолютно монолитном течении также не подтверждается фактами. В целом следует отметить, что эти классификации основаны на слишком малом числе признаков, часть из которых к тому же не вполне адекватно отражает суть той или иной теории эволюции.

П. Остуа (Ostoya, 1951) пытается распределить все эволюционные теории по трактовке причинного механизма эволюции на три группы: автогенез, эктогенез и теорию естественного отбора. Пользуясь одним таким принципом, нельзя упорядочить все разнообразие теорий эволюции, которое имеется в эволюционной биологии нашего времени.

Ж. Ростан (Rostand, 1951) вначале разделяет эволюционные концепции на материалистические и спиритуалистические. Материалистические концепции им подразделяются на дарвинизм и ламаркизм (под которым он имеет в виду только механоламаркизм). К спиритуалистическим он относит все финалистические концепции, включая учение о филогеронтии, гипотезу антислучайности и т. п. Однако Ростан считает невозможным «замкнуться в обманчивой трилемме — случайность, антислучайность, ламаркизм» (стр. 203) и обосновывает необходимость совершенно особой позиции — скептицизма в вопросе о причинах эволюции (там же). Если не считать двухэтажного расположения критериев, то остальное в этой классификации либо традиционно, либо неприемлемо (выделение скептицизма как наилучшей позиции для эволюциониста).

В настоящее время проблема классификации теорий эволюции продолжает оставаться запутанной. Многие авторы по-прежнему ограничиваются перечислением этих теорий в хронологическом порядке (Lindsey, 1952; Bodenheimer, 1958; Dodson, 1960; Sirks a. Zirkle, 1964; Сковрон, 1965; Gardner, 1965, и др.). В работах по истории биологии П. Боденхаймера, Р. Сиркса и К. Зейркла, П. Гарднера развитию эволюционной теории отведены относительно небольшие разделы. И отсутствие каких-либо обоснованных

классификаций приводит к упрощенному изложению, к сведéнию его лишь к перечислению взглядов отдельных ученых, к известному произволу не только при выборе объектов обсуждения, но и в оценках обсуждаемых взглядов. Вот пример такого перечисления: Дарвин, Спенсер, Коп, Агассис, Вейсман, Мендель, Осборн, де Фриз, Морган, Холден и др. (Lindsey, 1952).

Часто встречающимся в современной литературе приемом группировки теорий эволюции является следование давно сложившейся традиции. В сущности только этим мотивом руководствовались при выделении главных концепций — дарвинизма (статистических концепций эволюции), ламаркизма, ортогенеза и мутационизма (Wright, 1964, стр. 924), или — дарвинизма, неодарвинизма, ламаркизма, неоламаркизма, финализма (Grasse et coll., 1966, стр. 923—939), или — ламаркизма, дарвинизма, неодарвинизма, неоламаркизма, вейсманизма, теории «борьбы частей» В. Ру, ортогенеза и гетерогенеза (Fothergill, 1952) и т. п. Такие группировки произвольны и неполны. Одни авторы в числе главных называют мутационизм, но упускают телеогенез (Райт), у других фигурирует финализм, но отсутствует мутационизм (Грассэ) и т. п. Кроме того, неправильно включать в перечень главных теорий эволюции учение о «борьбе частей» В. Ру и гипотезу гетерогенеза или отделять неодарвинизм от вейсманизма, как это делает Ф. Фозергил.

Во второй части своей книги Фозергил делает попытку отойти от традиций и предлагает классификацию концепций эволюции, основанную на каузальном принципе. К сожалению, и эта попытка свелась к простому перечислению ряда весьма неравноценных учений, где по соседству с «современным неодарвинизмом» (так названа синтетическая теория эволюции), неоламаркизмом, ортогенезом-аристогенезом и гибридогенезом включены взгляды Дж. Виллиса об эволюции путем дивергенции мутаций и учение Р. Гольдшмидта о макромутациях (Fothergill, 1952, стр. 250—296).

Такого рода классификации можно найти и у ряда других авторов (Colosi, 1945; Vandel, 1951; Zimmermann, 1953; Waddington, 1958; Берман и др., 1966, и т. п.).

В классификации, предложенной Олсоном (Olson, 1960), эволюционные теории подразделяются на следующие группы: 1) синтетические теории, основывающиеся

на менделевской наследственности и отборе мелких изменений; 2) сальтационные теории, опирающиеся на резкие перестройки зародышевой плазмы; 3) метафизические теории, прибегающие к объяснению эволюции через нематериальные внутренние направляющие силы; 4) ламаркистские или неоламаркистские теории, включающие принцип наследования приобретенных признаков. Здесь отсутствует единый критерий. Избранные Олсоном критерии (механизм адаптациогенеза, масштаб эволюционных преобразований, направление эволюционного процесса и наследование приобретенных свойств) не работают как универсальные. Каждый из них описывает только одну группу концепций. Это привело, например, к тому, что сальтационизм отграничен от идеалистического автогенеза и телеогенеза, хотя во многих конкретных учениях они объединены, ламаркизм определяется слишком узко, многие теории эволюции вообще ускользают из этой классификации.

Давиташвили (1966) сделал попытку разобраться в «хаосе и веере» современных концепций эволюции. К сожалению, он даже не ставит вопроса о принципах их классификации и довольствуется только перечислением таких концепций, как фиксизм-креационизм, который стоит вне границ любого эволюционизма, финализм-дирижизм (сюда без оговорок включены весьма разнородные концепции), синтетическая теория эволюции (в лексиконе автора — «постнеодарвинизм»), современный ламаркизм, эволюционные теории целостности и, наконец, «современный дарвинизм» (течение, к представителям которого, судя по тексту книги, автор относит только самого себя).[1] Помимо отсутствия принципов выделения теорий (вследствие чего, например, выпала группа мутационистских концепций), синтетическая теория эволюции без каких-либо доводов выведена за пределы «современного дарвинизма». Странно сгруппированы взгляды эволюционистов в главе «Оппозиция против постнеодарвинизма, выступающая под флагом ламаркизма» (стр. 141). Здесь фигурируют такие телеологи-неономогенетики, как

[1] В разделе о «современном дарвинизме» помимо фамилий В. О. Ковалевского, К. А. Тимирязева, Л. Долло и И. В. Мичурина, которые не могут быть, даже с натяжками, отнесены к «современному» дарвинизму, не назван ни один иностранный или отечественный ученый.

Г. Кэннон и Ф. Вуд Джонс, которые выступают против всех форм дарвинизма, а не только синтетической теории эволюции. Относить их к ламаркистам безосновательно. Наряду с этим в этой главе представлены и настоящие ламаркисты («химический ламаркизм» П. Вентребера и др.), также выступающие против селекционизма вообще, а не против «постнеодарвинизма». Если такая характеристика современных теорий эволюции и может быть названа классификацией, то только очень субъективной.

Недавно А. Любищев (1966) предложил классифицировать теории эволюции на основе использования нескольких пар понятий — антитез, которые характеризуют те или иные признаки эволюционных теорий. К этим парам он относит эволюцию и эманацию (инволюцию), эволюцию (преформацию) и эпигенез, эволюцию и революцию, номогенез и тихогенез (теория эволюции на основе случайностей), психогенез и гило- или механогенез, мерогенез (изолированное развитие) и гологенез (эволюция целостных экосистем), эктогенез и эндогенез (автогенез), телеогенез (приспособление — основа эволюции) и антелогенез. Возникает возможность комбинирования отдельных элементов эволюционных концепций и образования множества комплексных эволюционных доктрин. В этом предложении делается попытка чисто логически подойти к классификации эволюционных теорий.

Большое разнообразие уже существующих эволюционных концепций, часть из которых является логически стройными учениями, а другие включают в себя некоторые чужеродные элементы или представляют собой эклектические смеси, вынуждает классифицировать именно это противоречивое многообразие конкретных доктрин. Однако, пользуясь логически обоснованной схемой, способной уловить не только все существующие, но и просто возможные построения, можно разложить любую теорию на основные элементы и сопоставить между собой по каждому из них все или некоторые из уже существующих концепций эволюции.

Майр (1968) предложил следующую классификацию теорий эволюции (стр. 17).

А. Монистические (основанные на действии одного фактора).

1. Экзогенные (прямая детерминация средой):

а) случайные изменения (действия излучения и т. п.);

б) приспособительные изменения (жоффруизм).
2. Эндогенные (детерминация внутренними причинами):
а) целенаправленные (ортогенез);
б) волевые (настоящий ламаркизм);
в) мутационные ограничения;
г) эпигенетические ограничения.
3. Случайные спонтанные мутации.
4. Естественный отбор.

Б. Синтетические (основанные на действии многих факторов).
1. Большинство ламаркистских теорий (1б+2а+2б).
2. Некоторые современные ламаркистские теории (1б+2б+2в+4).
3. Ранний этап синтетической теории эволюции (СТЭ) (3+4).
4. Современный этап СТЭ (1а+2в+2г+3+4).

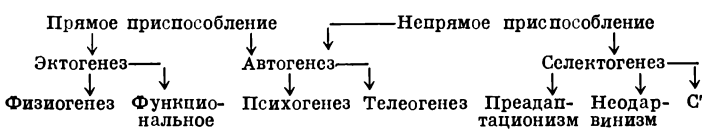
Эта, видимо, самая полная и вместе с тем компактная классификация. С нашей точки зрения, ее все же можно улучшить. Принципиально спорным является отнесение дарвинизма в разряд монистических (или, лучше говорить, монофакториальных) теорий. Учение Дарвина об отборе не может быть отнесено в «группу А», так как оно было основано на идее взаимодействия факторов и по принятой Майром символике должно быть обозначено, как 2в+1б+2г+фактор, почему-то выпавший из классификации Майра, — борьба за существование. Слишком неопределенен раздел 2г, так как в его состав, видимо, входят такие существенно различные концепции, как все гипотезы эволюции, основанные на абсолютизации различных форм изоляции, учения о филогеронтии и т. п. Вряд ли правильно и обеднять так состав синтетических теорий эволюции. Кроме дарвинизма синтетическими являются и многие телеогенетические (например, «номогенез» Берга) и неокатастрофические (Schindewolf, 1950, 1954) теории, которые неправильно было бы зачислять в состав ламаркистских концепций. Вообще «группа А» включает большее перечисление факторов эволюции (существующих или надуманных), нежели конкретные концепции. Объясняется это тем, что последние, как бы они ни были односторонни, чаще всего не являлись строго монофакториальными и по условиям классификации должны быть отнесены в «группу Б» (тем более что роль, придаваемая тому или иному фактору, в принятой схеме не учитывается).

В заключение приведем показатели, которыми, с нашей точки зрения, необходимо пользоваться при классификации теорий эволюции.

1. Наименьшая единица (элементарный носитель) эволюционного процесса. Ею признается местная (локальная) популяция (синтетическая теория эволюции) или отдельный организм (все остальные теории эволюции). По этому показателю теории эволюции делятся на «популяционноцентрические» (что соответствует истине) и «организмоцентрические».

2. Отношение процесса наследственной изменчивости к процессу приспособления (адаптациогенезу). Одни теории отождествляют их (все формы ламаркизма и телеогенеза), сводя исторический процесс эволюции к физиологическим (или психическим) реакциям, а все другие разграничивают (все формы дарвинизма, включая СТЭ, мутационизм и т. п.).

3. Причины филогенетической адаптации. По этому показателю эволюционные теории можно подразделить так:



Некоторые формы дарвинизма (взгляды Э. Геккеля и др.), относимые нами к ламарко-дарвинизму (см. гл. 5 и 6), представляют собой разные сочетания селектогенеза с эктогенезом.

4. Трактовка органической целесообразности. Одни теории эволюции признают объективность органической целесообразности, но абсолютизируют ее, считая изначальным свойством живого, продуктом верховной воли, жизненного порыва или психовитальных сил (все телеологические гипотезы, финализм, все формы ламаркизма). Другие также признают ее объективность, но считают следствием селекции и поэтому явлением относительным (все формы дарвинизма, включая СТЭ). Третьи отрицают само ее существование (жоффруизм, псевдодарвинизм).

5. Отношение между приспособительной эволюцией

(адаптациогенез) и прогрессивной эволюцией (арогенез). Признается независимость их причин и движущих сил (Ламарк, Нэгели и др.) или соподчиненность с признанием ведущего значения за процессами приспособления (дарвинизм) или «сил прогресса» (телеогенез).

6. Величина элементарного шага эволюции. По этому показателю все концепции эволюции разделяются на четыре группы: а) признающие возможность макромутаций, т. е. образования одним скачком таксонов надвидового уровня (неокатастрофизм, типогенез); б) признающие мутационное возникновение «элементарных видов», рас и настоящих видов (гетерогенез, раннегенетический мутационизм); в) признающие, что шагом эволюции является всякое наследственное изменение отдельной особи на основе наследования приобретенных признаков (все формы ламаркизма); г) генетически и селективно закрепленный сдвиг местной популяции (СТЭ).

7. Общее направление эволюции. Существуют три группы концепций, признающих необратимость эволюции: а) телеологические прогрессионистские (признание законов стремления к усложнению организации, стремления к ее усовершенствованию); б) телеологические деградационные (финализм, учение об эволюции как растрате потенций, движение к тупикам специализации и к вымиранию); в) селектогенетические (эволюция как поддержание и усовершенствование приспособлений). Существуют также концепции, признающие обратимость эволюции (механоламаркизм и жоффруизм).

8. Главные пути эволюции. Параллелизм и конвергенция (телеогенез, финализм, неоламаркизм), дивергенция (дарвинизм), смена и взаимодействие указанных путей эволюции, а также признание синтезогенеза на основе симбиоза и отдаленной гибридизации (СТЭ).

9. Происхождение видов. Часть эволюционистов отрицает реальность вида (большинство ламаркистов и часть дарвинистов XIX в.) или значимость этой проблемы для теории эволюции (часть генетиков-эволюционистов). Большинство признает, что видообразование — узловой пункт эволюции, но по-разному оценивает его причины и значение различных его типов: микроаккумулятивного или мутационного, синтезогенетического или сегрегациогенетического, включая «принцип основателя» (подробнее см.: Завадский, 1961, 1967а, 1968; Майр, 1968).

10. Причины эволюции. Все многообразие теорий эволюции распадается на две группы: в одну входит *популяционноцентрическая полифакториальная концепция*, признающая движущей силой эволюции селектогенез (современный дарвинизм, или СТЭ); в другую входят *организмоцентрические* концепции, так или иначе сводящие сущность эволюции к изменчивости отдельных особей. Они подразделяются на *монофакториальные* (гибридогенез, мутационизм, физио- и кинетогенез, телеогенез, «творческий порыв», психогенез и т. п.) и на *полифакториальные*, признающие значение двух или нескольких реально действующих или мнимых факторов.

§ 4. Изученность и периодизация развития эволюционной теории

В мировой литературе, включая и русскую, предыстории эволюционного учения, т. е. его развитию в додарвиновскую эпоху, посвящено гораздо больше работ, чем его развитию от Дарвина до наших дней. Между тем известно, что в эволюционной теории, как и во всех других отраслях естествознания, рост объема и качества информации только за несколько последних десятилетий многократно превзошел объем и качество информации, полученной за всю предшествующую историю науки. М. Лаврентьев (1966) утверждает, что «две трети всех научных знаний, накопленных человечеством, были приобретены за два последних десятилетия». Темп развития эволюционной теории в последние десятилетия был далеко не таким высоким, как например темп развития физики. Но тенденция к большому ускорению развития знаний осуществляется и в современной эволюционной теории.

Интенсивность изучения тех или иных этапов истории науки должна соответствовать объему полученной информации. Поэтому нельзя считать правильными те пропорции в изложении предыстории эволюционной теории, ее истории за последнее столетие и анализа ее развития в новейшее время, которые преобладают в отечественной историко-биологической литературе.

После книги Филипченко (1926), т. е. более 45 лет, на русском языке не появлялось работ, в систематическом порядке рассматривавших развитие эволюционной теории в последарвиновское время. Например, в книге И. М. По-

лякова (1941) подробно анализируются многие проблемы развития эволюционной идеи в додарвиновское время, а также — учения Ч. Дарвина. Развитию же эволюционной теории как обособившейся науки, т. е. ее последарвиновскому этапу, не уделено необходимого внимания. Этому сложному, богатому событиями этапу посвящено всего 50 страниц из 400. (Более правильным было бы как раз обратное соотношение объемов этих разделов).

В «Курсе дарвинизма» Парамонова (1945) развитие эволюционных идей рассмотрено только до времени Дарвина, так что создается впечатление, что в течение последнего столетия развития как дарвинизма, так и эволюционной теории в целом не происходило. Правда, в конце книги есть глава с критикой антидарвинизма, но она построена не в историческом, а в логическом плане.

В книге, специально посвященной истории эволюционных учений в биологии (Берман и др., 1966), последарвиновскому периоду отведено всего 49 страниц (из 320), а додарвиновским временам — 135 страниц. Обсуждение развития эволюционной теории после Дарвина сведено к критике различных антидарвиновских теорий, отсутствует хотя бы беглое изложение работ, развивавших те или иные стороны теории эволюции в XIX в., не говоря уже о вкладе, сделанном в эволюционную теорию в XX в. В итоге не может не сложиться впечатление, что авторы этого труда вольно или невольно исходили из той мысли, что все существенное и главное в эволюционной теории было сделано уже Дарвином.

Существуют, конечно, работы, специально посвященные развитию эволюционной теории после Дарвина, но они, как правило, очень устарели (например: Kellog, 1907). Довольно полно описаны многие эволюционные концепции второй половины XIX—начала XX в. в книге Делажа и Гольдсмит (1916). Превосходный критический обзор эволюционных учений XIX в. можно найти в упомянутой выше книге Филипченко (1926). Следует упомянуть о ряде работ К. А. Тимирязева, М. А. Мензбира, Н. А. Холодковского, посвященных истории эволюционных идей в биологии. Но все эти работы были написаны в первой четверти XX в.

Интересный материал и глубокие мысли о развитии эволюционной теории после Дарвина содержатся в книге Шмальгаузена (1969), посвященной проблемам дарви-

низма. Характер этой работы, однако, таков, что историческая тематика оказалась подчиненной логико-теоретическому плану изложения. Хотя книга Сковрона (1965) и названа «Развитие теории эволюции», этой теме уделено значительно меньше места, чем доказательствам факта эволюции и разбору современных проблем эволюционной теории.

Тот факт, что развитие эволюционной теории после Дарвина освещено еще совершенно недостаточно, объясняется, по-видимому, слабой изученностью его общих закономерностей и периодизации, а также гораздо большей сложностью самого предмета исследования по сравнению с додарвиновским периодом. Наряду с этим имеется огромная литература по истории отдельных дискуссионных вопросов теории эволюции, и особенно — по анализу научного наследия отдельных ученых-эволюционистов. Обилие такой литературы и очень часто встречающаяся ее крайняя противоречивость создают дополнительную большую трудность для формирования обобщений, которые позволили бы установить объективные этапы, тенденции и закономерности развития эволюционной теории как системы знаний, имеющей специфический предмет и собственные методы исследования.

Развитие науки можно измерять крупными открытиями. В этом случае каждое из них может служить основанием для выделения нового периода. Но развитие науки можно рассматривать как движение от одного обобщения (синтеза) к другому. Тогда основой выделения периодов будет служить смена одного крупного синтеза другим. В обоих случаях главным затруднением для периодизации оказывается оценка значимости того или иного открытия или обобщения. Эти затруднения часто оказываются столь большими, что историки науки предпочитают обходить их, отказываясь от периодизации, и ограничиваются сугубо повествовательным хронографическим изложением. Между тем в изучении истории науки обоснование этапов движения познания предмета является очень существенным.

В логическую структуру самой науки не входит весь огромный круг гипотез, оказавшихся ошибочными или устаревшими, экспериментальные данные, выполненные несовершенными методами или основанные на недостаточно точных наблюдениях, и т. п. В эту структуру входит система проверенных фундаментальных фактов и за-

конов. В логическую же структуру истории науки должно входить все многообразие точек зрения, весь фактический материал, привлекаемый для их обоснования, в том числе односторонние и ошибочные обобщения, неверные гипотезы и артефакты.

Известно, что на подходах к крупным открытиям обычно возникает много рабочих гипотез, сталкивающихся и конкурирующих друг с другом, собирается множество наблюдений и экспериментальных данных и т. п. Этот процесс формирования гипотез и частой их смены сравнивают со строительными лесами, от которых здание науки освобождается после постройки. В любой рабочей гипотезе действительно есть части, оказывающиеся лишь временными, но во многих, даже ошибочных гипотезах можно найти элементы, идущие на постройку и самого здания науки. И для теории эволюции применима мысль Ф. Энгельса о том, что «формой развития естествознания, поскольку оно мыслит, является *гипотеза*» (К. Маркс и Ф. Энгельс, Соч., т. 20, стр. 555). Однако для выделения главных этапов развития науки критериями должны служить только капитальные открытия и обобщения, а также переломы, связанные с внедрением новых методик исследования.

В работах по истории биологии и истории эволюционного учения научная периодизация развития эволюционной теории по существу отсутствует, а изложение ведется в описательно-хронологическом плане (Radl, 1909; Nordenskiöld, 1926; Caullery, 1931; Singer, 1934; Ostoya, 1951; Bodenheimer, 1958; Sirks, Zirkle, 1964; Gardner, 1965, и др.).

Лишь в немногих работах делается попытка подразделять историю эволюционной теории на этапы, выделенные по каким-то существенным признакам. Например, Н. И. Вавилов (1932) предлагал выделять следующие три периода истории эволюционной теории после Дарвина: 1) утверждение эволюционного учения Дарвина (1859—1882 гг.); 2) развитие эволюционного учения на растительных и животных объектах (последняя четверть XIX и начало XX в.); 3) экспериментальное исследование эволюционного процесса и овладение формообразованием (начало в 20-х годах XX в.). Сам подход Вавилова к выделению периодов был правилен, хотя, не занимаясь специально разработкой этого вопроса, он и допустил неточ-

ности в их характеристике и датировке (особенно дата окончания 1-го периода, мотивы выделения и сроки 2-го периода). Э. Додсон (Dodson, 1960) делит историю эволюционного учения на три этапа: «романтический» (1859—1900 гг.), «агностический» (первая четверть XX в.) и «синтетический» (с середины 20-х годов до наших дней). «Романтический» этап он характеризует как период чрезмерно оптимистический, связанный с победой дарвинизма. Как будет показано ниже, в действительности это время можно назвать периодом драматических коллизий между дарвинизмом и многими направлениями, выступавшими против него. Называть второй этап «агностическим» также не вполне справедливо потому, что его содержание далеко выходит за пределы такого определения и, как это будет показано в главах 9—15, является временем очень сложных и противоречивых процессов и периодом кризиса в развитии эволюционной теории. Неправильно, с нашей точки зрения, Додсон называет «синтетическим» период с середины 20-х годов. Последний начался почти два десятилетия спустя.

Ж. Ростан (Rostand, 1962) предложил делить развитие эволюционной теории после Дарвина также на три этапа: от Дарвина до Вейсмана; от Вейсмана до де Фриза, от де Фриза до современности. Работы де Фриза и особенно Вейсмана действительно оказали известное влияние на развитие эволюционной теории. Однако, по нашему мнению, они не вызвали генеральных переломов в развитии эволюционной теории в целом.

Некоторые авторы подразделяют развитие эволюционной теории на спекулятивный и научный, или экспериментальный, периоды (Морган, 1926, и др.). Такое разграничение не соответствует ходу развития науки. На каждом этапе существовало определенное соотношение между спекулятивными (догадки, гипотезы) и строго доказанными положениями. Чисто же спекулятивных периодов в истории эволюционной теории после Дарвина не существовало. В догенетическое время эволюционная теория опиралась на гипотетические представления о законах наследственности и изменчивости и до конца XIX в. не было экспериментальных данных о существовании естественного отбора в природе, тем не менее гипотезы, выдвинутые эволюционистами XIX в., как правило, опирались на фактические ресурсы науки того времени. Они

представляются наивными с высот, достигнутых современной наукой.

Мы не отрицаем возможности периодизации развития эволюционной теории по преобладающим методам исследований. Эволюционная теория уже со времен Дарвина использовала по существу весь арсенал основных методов исследования, включая, правда еще не систематически, и экспериментальный метод. И современная теория эволюции использует все богатство экспериментальных методик в лаборатории, питомниках, в полевой обстановке, а также различные формы сравнительного метода и т. п. Но в отличие от эволюционизма XIX в. соотношение между экспериментальными и сравнительно-описательными методами резко изменилось в пользу первого. Однако применение этого критерия является неудобным, так как изменение соотношения между методами исследования было настолько постепенным, что устанавливаемые границы этапов развития эволюционной теории будут носить условный характер.

Заслуживает внимания также периодизация на основе изменений в понимании элементарной единицы эволюционного процесса. В первый период элементарным носителем эволюции признавался организм (типологический или организмоцентрический подход). Он продолжался около 80 лет: примерно до конца 30-х—начала 40-х годов нашего века. Во втором периоде элементарной единицей эволюции признается популяция. Распространение нового популяционистского подхода в эволюционной биологии не носило взрывного характера, и господствующим оно стало только в последнее двадцатилетие или даже в последнее десятилетие. Подразделение истории эволюционной теории на периоды — организмоцентрический и популяционистский — весьма существенно и будет нами использовано. Однако развитие эволюционной теории на протяжении «организмоцентрического» периода в свою очередь естественно подразделяется на несколько ясно отграниченных этапов. При их выделении мы руководствовались наличием революций в развитии эволюционной теории, связанных с крупными открытиями и обобщениями как в ней самой, так и в других отраслях биологии, если они оказывали большое воздействие на теорию эволюции.

При выделении периодов и этапов развития эволюционной теории необходимо также учитывать сложные про-

цессы дифференциации и интеграции отраслей знания внутри биологии. В XIX в. в предмет эволюционной теории входили, например, доказательства самого факта эволюции с помощью привлечения данных палеонтологии, сравнительной морфологии и анатомии, эмбриологии и биогеографии, а в XX в. эта задача из научной стала учебной. В XIX в. в предмет эволюционной теории входило изучение отдельно взятых факторов эволюции — изменчивости, наследственности, динамики численности, миграции, изоляции и т. п., а в XX в. эти задачи перешли к целому ряду вновь образовавшихся наук.

В итоге все развитие эволюционной теории можно подразделить на следующие пять периодов.

Период	Сроки	Характеристика
I	1859—1864 гг.	Борьба за утверждение идеи эволюции.
II	1865—1900 гг.	Формирование дарвинизма и других основных направлений эволюционной мысли. Столкновение между ними. Возникновение эволюционной биологии на основе исторического метода.
III	1900—начало 20-х годов	Кризис теоретических основ эволюционного учения, связанный с возникновением генетики и ее противостоянием дарвинизму. Усиление всех форм антидарвинизма.
IV	20-е—конец 30-х—начало 40-х годов	Разложение генетического антидарвинизма и формирование предпосылок перехода к популяционному мышлению. Начало систематических экспериментальных исследований борьбы за существование и естественного отбора.
V	Конец 30-х—начало 40-х годов—современность	Формирование и развитие синтетической теории эволюции. Объединение усилий биологов для исследования элементарных механизмов эволюции и движущих сил видообразования.

Первый период, начавшийся с опубликования «Происхождения видов» Ч. Дарвина, вслед за А. Д. Некрасовым (1926) мы рассматриваем как время революционного пе-

релома, связанного с проникновением эволюционной идеи в биологию, в течение которого борьба шла между сторонниками идеи постоянства видов и еще нерасчлененным фронтом эволюционистов. Это был очень короткий период, длившийся примерно 5 лет.

Второй период распадается на два примерно равных по времени этапа. Границей между ними, с одной стороны, является выступление против наследования приобретенных признаков и формирование неодарвинизма (Weisman, 1883), а с другой — обоснование принципов экспериментального исследования индивидуального развития (Roux, 1881), которые были противопоставлены не только описательным приемам филогенетической школы, но и историческому методу в целом (см. более подробно гл. 3 и 8).

Третий период, начавшийся с переоткрытия законов Г. Менделя (1900), отличался крайней противоречивостью тенденций. С одной стороны, он включал начало систематического экспериментального изучения отдельных факторов и законов эволюции, а с другой — острое столкновение новых данных и обобщений генетики с основными принципами дарвинизма. В эти годы произошло формирование фронта генетического антидарвинизма, а также резкое усиление нападок на дарвинизм со стороны многих других концепций эволюции (номогенез, хологенез и т. п.). В отличие от резко очерченной границы начала периода граница его конца носит расплывчатый характер и может быть датирована первой половиной 20-х годов XX в.

Четвертый период выделяется на том основании, что в 20—30-х годах в эволюционной теории начались специфические процессы разложения генетического антидарвинизма, происходило создание эволюционной генетики (Вавилов, 1920, 1926, 1931; Clausen, 1922; Baur, 1924; Левитский, 1925; Четвертиков, 1926), эволюционной экологии растений (Turesson, 1922) и животных (Elton, 1930; Sumner, 1932; Кашкаров, 1933), началось экспериментальное и математическое изучение борьбы за существование (Сапегин, 1922; Lotka, 1925; Volterra, 1926; Сукачев, 1927, 1935; Гаузе, 1934, 1935), математическое моделирование естественного отбора (Р. Фишер, С. Райт, Дж. Холден, работы 1927—1932 гг.). Эти работы послужили основой перехода к новому популяционистскому этапу развития эволюционной теории. Были сформиро-

ваны важнейшие предпосылки для создания современной синтетической теории эволюции.

Пятый, последний период включает в себя формирование и развитие синтетической теории эволюции. Его начало не связано с какой-либо ясно маркированной датой, такой как выход в свет «Происхождения видов» или вторичное открытие законов Менделя. Безуспешны попытки некоторых авторов искать и здесь столь же четкую границу. Неправильно было бы в качестве старта этого периода рассматривать, как это делает А. Каплан (Kaplan, 1955), книгу Добжанского «Генетика и происхождение видов» (Dobzhansky, 1937). С таким же основанием можно было бы назвать ряд работ Шмальгаузена (1939а, 1939б, 1946а, 1946б), Дж. Гексли (Huxley, 1942), Майра (Mayr, 1942), Симпсона (Simpson, 1944), Дубинина (1940), а также Тимофеева-Ресовского, Тейсье, Шеппарда, Клаузена, Стеббинса, Гаузе, Ренша, Форда и многих других. Синтетическая теория эволюции — современный дарвинизм — формировалась в конце 30—40-х годах трудами многих ученых разных специальностей из многих стран.[2] Ее становление продолжалось и в два последующих десятилетия (подробнее см.: Завадский, 1971б).

В дальнейшем изложении рассмотрено развитие эволюционной теории в течение первых трех периодов.

---

[2] Учитывая только самых активных создателей синтетической теории эволюции, можно насчитать до 40 ученых из 6 стран, в том числе по крайней мере 10 советских биологов. Эти цифры показывают широкий международный характер научных усилий, приведших к созданию современного дарвинизма. Глубоко ошибочна версия, согласно которой СТЭ основана «на Западе» (Давиташвили, 1966). Неверно также и утверждение этого автора, что главный теоретик СТЭ — Дж. Симпсон.

В рецензиях В. Г. Галактионова, В. В. Алпатова, Б. А. Старостина и др. справедливо отмечено, что в последние годы Давиташвили встал на путь огульного охаивания почти всех ученых-дарвинистов, прибегая к неправильным методам навешивания ярлыков и обобщений, основанных на выдергивании из текста отдельных цитат.

ПЕРВЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ (1859—1864 гг.)

§ 1. Великий переворот в биологии, вызванный книгой Дарвина

В книге, посвященной развитию эволюционной теории после Дарвина, нет необходимости излагать содержание его учения, тем более что на русском языке существуют превосходные работы такого профиля, начиная с классической книги Тимирязева «Чарльз Дарвин и его учение» и других старых книг (например: Ролле, 1865; Антонович, 1896; Романес, 1899, и др.) и кончая новейшими работами (Зеликман, 1966; Шмальгаузен, 1969, и др.). Ниже мы рассмотрим лишь роль работ Дарвина в формировании раннего экспериментального эволюционизма и спорный вопрос об изменении его взглядов в 60—70-х годах.

О значении великого переворота в биологии, вызванного книгой Дарвина, написано множество работ. Поэтому мы можем ограничиться лишь несколькими замечаниями. В первой половине прошлого века многие ученые высказывались в пользу изменяемости видов и создавали различные гипотезы эволюции. Однако ни одна из них (не исключая и теории Ламарка) не поколебала устоев господствовавшей концепции постоянства видов и не привлекла к себе сколько-нибудь значительного внимания биологов.

Целая совокупность открытий и обобщений, сделанных в первой половине XIX в. (клеточная теория, теория типов и сравнительный метод в морфологии, анатомии и эмбриологии, экспериментальная гибридизация и успехи селекции, формирование палеонтологии и биогеографии, естественный метод в систематике), подготовила почву для принятия эволюционной доктрины. Однако для ее успеха не хватало самого главного — доказательства способов, которыми совершается эволюция.

Успех Дарвина был обусловлен не тем, что он собрал массу косвенных доводов в пользу эволюции, а в первую очередь открытием главных факторов и основной причины эволюции — закона естественного отбора. Именно потому, что «Дарвин открыл закон развития органического мира» (К. Маркс и Ф. Энгельс, Соч., т. 19, стр. 350), он и «поставил биологию на вполне научную почву» (Ленин, ПСС, т. 18, стр. 323). Это существенно важное положение было подчеркнуто и рядом биологов. Так, Тимирязев писал, что «общая эволюционная точка зрения восторжествовала именно потому, что приняла форму дарвинизма» (см. в кн. «Памяти Дарвина», 1910, стр. 42). По Роменсу, идея эволюции до Дарвина оказалась несостоятельной, так как она еще не была оплодотворена идеей естественного отбора. Эту же мысль в 1895 г. высказал Холодковский (1923): «Только теория естественного отбора оказалась способной окончательно разрушить догмат о неизменности видов» (стр. 19). До Дарвина, писал он, идея эволюции была дискредитирована и защищать ее «значило до известной степени рисковать своим научным кредитом» (стр. 31).

В противоположность этому, на наш взгляд, правильному взгляду ряд эволюционистов как в прошлом (Геккель, Рулье и др.), так и в последнее время (Кэннон, Ростан и др.) считают, что основателем эволюционной теории является Ламарк, а Ч. Дарвин — автор лишь одного из ее вариантов. Например, О. Шмидт (1876) подчеркивал, что теория эволюции вообще и теория естественного отбора Дарвина «не имеют между собой никакой прямой связи» (стр. 155) и что «дарвиновская теория естественного отбора могла бы оказаться абсолютно ложной и негодной, а теория преемственности все-таки осталась бы верной» (стр. 156).

Дарвин создал почти всеобъемлющий синтез данных современной ему биологии, направленный по существу на единственную цель — доказать существование естественного отбора и накапливающую («творческую») его роль в эволюции. Однако он не располагал еще прямыми доказательствами существования естественного отбора. О существовании и характере его действия Дарвин имел возможность судить прежде всего по аналогии с искусственным отбором. Вывод о необходимости существования естественного отбора и о его творческой роли в эволюции

Дарвин делал, основываясь также на анализе таких приспособлений, которые не могли быть объяснены на основе принципов Ламарка (защитные и пассивные приспособления, приспособления цветков к насекомоопылению, особенности организации бесполых особей у колониальных насекомых, органы однократного действия и многое другое). Точными же данными о существовании отбора в природе Дарвин не располагал и ограничивался «воображаемыми примерами» (см. «Происхождение видов», гл. IV).

Методологическое значение анализа творческой роли искусственного отбора, предпринятого Дарвином для обоснования теории естественного отбора, было очень велико. Тем не менее мысль Тимирязева о том, что если бы Дарвин каждый факт породо- и сортообразования путем искусственного отбора использовал для доказательства теории естественного отбора, то эта теория получила бы исчерпывающие доказательства, содержит большое преувеличение. Существование фактов естественного отбора могло быть доказано не аналогиями с деятельностью селекционера, а с помощью исследований факторов, действующих в природной обстановке. Возможности же таких экспериментальных исследований начали формироваться только к концу XIX в., а полное развитие стало возможным лишь на базе современных комплексных эколого-генетико-биоценологических и биогеографических исследований популяций. В XIX же веке учение об эволюции на основе естественного отбора оставалось очень вероятной гипотезой, подкрепленной разнообразными, но косвенными данными.

Оценивая значение переворота, совершенного Дарвином, Шмальгаузен (1939а) писал, что «как всякое крупное достижение человеческой мысли дарвинизм, с одной стороны, послужил чрезвычайно мощным толчком для развития всех биологических дисциплин, и, с другой стороны, сама эволюционная теория подлежала дальнейшей разработке и подъему на высшую ступень» (стр. 204). Естественно, что воздействие дарвинизма на развитие всей биологии не было мгновенным и формирование эволюционных направлений в основных ее отраслях происходило позднее — во второй половине 60-х и в последующие годы.

Первой же задачей, ставшей перед эволюционистами, была защита этого учения и распространение его. Впро-

чем, некоторым ученым того времени было ясно, что лучшей формой защиты теории эволюции была более глубокая ее разработка.

§ 2. Первые работы сторонников учения Дарвина

Более подробно взгляды дарвинистов второй половины XIX в. будут рассмотрены ниже (гл. 4 и 5). Здесь мы ограничимся краткой справкой об их первых шагах и более развернуто охарактеризуем работу одного из известных английских дарвинистов — Г. Бейтса (транскрипция С. Л. Соболя, 1958).

Первым среди дарвинистов должно быть поставлено имя Уоллеса, самостоятельно и одновременно с Дарвином пришедшего к мысли об изменяемости видов под влиянием борьбы за существование и избирательного выживания (в статье «О стремлении разновидностей беспредельно удаляться от исходного типа»). По существу Уоллес был соавтором теории эволюции путем естественного отбора. Однако он не только не встал на путь соперничества с Дарвином за приоритет, но в 1864 г. публикует статью «Естественный отбор», в которой присоединяется к дарвинизму, признает Дарвина «Ньютоном естествознания», подчеркивает, что только Дарвин обладает данными ученого, «наиболее способного для того громадного труда, который он выполнил». Далее на протяжении более чем полувека Уоллес защищал и пытался развить дарвинизм.

Т. Гексли, который, по отзыву самого Дарвина (1957), был главным борцом за дарвинизм в Англии, «поборником принципа постепенной эволюции» (стр. 116), уже в самом начале 60-х годов начинает свою блестящую деятельность в защиту дарвинизма. Остроумно и решительно выступал он как против клерикальной критики, так и против консервативно мыслящих биологов (Р. Оуэна и др.). В лекциях о «Положении человека в природе» Гексли первый приводит доказательства животного происхождения человека (Huxley, 1863). Опираясь на учение Дарвина, он выдвигал проблему животного происхождения человека в качестве «вопроса всех вопросов» и доказывал, что эмбриологические, морфологические и палеонтологические данные свидетельствуют в пользу того, что человек произошел от обезьяны. Известно, что сам Дарвин впервые

выступил на эту тему в печати значительно позднее (в 1871 г. — «Происхождение человека и половой подбор»).

С поддержкой эволюционного учения Дарвина уже в 1860 г. выступили крупные английские ботаники Дж. Гукер и Г. Уотсон.

В 1861 г. пропагандировал учение Дарвина и критиковал антиэволюционизм в США Аза Грей (Gray, 1861), а во Франции Э. Клапаред (Claparede). В защиту дарвинизма в Германии в начале 60-х годов выступил Э. Геккель (в книге по систематике радиолярий в 1862 г. и в речи на съезде врачей и естествоиспытателей в Штеттине в 1863 г.). В 1864 г. Ф. Мюллер публикует книгу «За Дарвина». В ней приведены результаты широкого сравнительного исследования строения личинок и взрослых форм различных ракообразных. Мюллер (Мюллер и Геккель, 1940) пришел к выводу, что данные сравнительной морфологии и систематики ракообразных свидетельствуют в пользу теории эволюции и что «учение Дарвина действительно дает нам ключ к пониманию истории развития ракообразных» (стр. 166).

В 1964 г. Тимирязев, будучи еще студентом, поместил в «Отечественных записках» очерки «Книга Дарвина, ее критики и комментаторы». В них содержался зародыш его дальнейших многочисленных работ по пропаганде дарвинизма и критике антидарвинизма. Одновременно и М. А. Антонович (1864) публикует статью о теории происхождения видов.

Если многие биологи в течение первых лет существования дарвинизма сосредоточили усилия на защите идеи эволюции и ее пропаганде, то другие ученые успели в эти годы собрать существенный материал, свидетельствующий в пользу теории естественного отбора. К ним относится в первую очередь английский натуралист Бейтс. В 1863 г. он публикует книгу «Натуралист на реке Амазонке», в которой становится на точку зрения дарвинизма: «смысл соревнования между органическими существами замечательно раскрыт Дарвином в „Происхождении видов“ и о нем всегда следует помнить» (1958, стр. 402); «принцип естественного отбора, провозглашенный недавно Дарвином, дает, по-видимому, связное объяснение фактам» систематики и биогеографии (стр. 406). Совместно с Уоллесом он с 1848 г. начал исследования

долины реки Амазонки и в конце 1861 г. первый установил явление классической мимикрии у насекомых, т. е. факт большого сходства по форме и окраске съедобных видов с несъедобными. Изучая американские виды геликонид (*Heliconidae*), Бейтс обнаружил в качестве немногочисленной примеси к ним бабочек, внешне очень сходных с геликонидами, но относящихся к другим семействам. Подражание съедобных видов несъедобным получило название «мимикрии Бейтса». Опираясь на теорию естественного отбора, ученый объяснил образование миметических сходств накоплением изменений, способствующих маскировке особей под форму, окраску и поведение особей широко распространенных несъедобных видов.

Особенно подробно было проанализировано возникновение подражания геликонидам у бабочек *Dysmorphia* (старое название рода — *Leptalis*) из семейства белянок (*Pieridae*). Бейтс пришел к выводу, что началом процесса отбора в сторону уподобления служат мутантные формы бабочек белянок, случайно сходных с геликонидами. Далее насекомоядные животные, действуя как агенты отбора, все увеличивают это сходство белянок с местными расами геликонид. Процесс идет вплоть до такой степени подобия, при которой имитаторы становятся практически (т. е. для глаза среднего хищника и при свойственном ему способе поиска и атаки) неотличимыми от моделей. Такой механизм только и мог объяснить открытый Бейтсом поразительный факт соответствия каждой географической расе геликонид особой расы имитаторов белянок. Первичным процессом, очевидно, было образование географических рас моделей — геликонид, а затем в каждой области осуществлялся отбор белянок в сторону приспособления к специфическим чертам окраски и формы каждой из рас геликонид.

Это открытие Бейтса было важным свидетельством в пользу теории естественного отбора. Подробно анализируя данные в пользу происхождения бабочки Heliconia thelxiope от H. melpomene путем постепенного отбора через серию переходных форм, Бейтс ясно показывает экологическую основу этого процесса: вид H. thelxiope занимает более сухие и возвышенные области, H. melpomene — более низкие и влажные, а обнаруженные ученым переходные формы занимают промежуточные место-

обитания. Это были, видимо, первые наблюдения, давшие веский материал в пользу теории видообразования путем постепенных изменений под давлением отбора.

Дарвин высоко оценил значение этих работ для обоснования теории естественного отбора. Именно Бейтса следует считать основоположником блестящей школы английских энтомологов-дарвинистов, вот уже более века разрабатывающей фундаментальные проблемы теории эволюции.

Если основной причиной быстрой победы эволюционной идеи в биологии в первой половине 60-х годов являлась высокая доказательность аргументации, использованной Дарвином, то немалую роль в этом процессе сыграла и деятельность его сторонников, а также сенсационные палеонтологические открытия (в 1861 г.) ископаемой первоптицы, «филогенетического ряда» ископаемых раковин Planorbis (в 1866 г.) и др. В заключение следует подчеркнуть, что главным лицом в обосновании и развитии эволюционной теории в те годы был сам Дарвин. В 1861 г. он выпустил 3-е издание «Происхождения видов» (дополненное и измененное), а затем — «Опыление орхидей» (в 1862 г.) и «Лазящие растения» (в 1865 г.).

§ 8. Критика дарвинизма с позиций антиэволюционизма

С критикой учения Дарвина выступали консервативно настроенные биологи, геологи и другие естествоиспытатели, а также представители клерикальных кругов. Но полемика пока не касалась еще вопроса о причинах и движущих силах эволюции и была всецело сосредоточена на вопросе — существует эволюция или не существует?

Против идеи об эволюции живой природы в разных странах выступали многие ученые. Среди них были крупнейшие геологи А. Сэджвик и Ч. Ляйель, палеонтологи Р. Оуэн, Л. Агассис, А. Пиктэ, биологи С. Карпентер, Г. Бронн, А. Катрфаж, П. Флуранс, А. Мильн-Эдварс и др. Аргументация этих ученых не была оригинальной и основывалась на старых доводах П. Палласа и Ж. Кювье, А. Годрона и некоторых других биологов или на чисто теологических возражениях эволюционизму. На протяжении нескольких лет после выхода «Происхождения

видов» Ляйель считал мысль об эволюции органической природы очень заманчивой, но неверной с фактической стороны. Только к концу своей жизни он согласился с идеями дарвинизма.

Бронн, который уже в 1860 г. опубликовал перевод «Происхождения видов» на немецкий язык, в послесловии (Bronn, 1860) признает выдающееся научное значение книги Дарвина, но критикует ее основные положения и доказывает, что структура современной живой природы такова, что ей более всего соответствует теория постоянства форм. Главным доводом против эволюции, по Бронну, является тот непреложный факт, что границы между всеми таксономическими группами ясно очерчены и вполне определенны.

В 1864 г. с критикой Дарвина выступил непременный секретарь французской Академии Флуранс. По его мнению, Дарвин, введя принцип отбора, «персонифицировал природу», поскольку последняя получила возможность «выбирать полезное». В противовес Дарвину Флуранс отстаивает теорию постоянства видов (Flourens, 1864, стр. 10). Нападки Флуранса дарвинисты подвергли суровой критике. Так, Т. Гексли объяснил появление этой книги невежеством автора и подчеркнул, что, полемизируя с Дарвином, он показал слабость логики и малую глубину знаний. Соотечественник Флуранса антрополог М. Дюваль (Duval, 1886) также отметил «плачевную слабость и ничтожность» (стр. 430) его аргументации, указав на тяжелый урон, нанесенный книгой Флуранса престижу французской науки.

Однако и в более позднее время рецидивы антиэволюционизма, а также ограниченного эволюционизма проявлялись в воззрениях ряда биологов как ученых, сложившихся еще в додарвиновское время. Эти выступления были борьбой эпигонов, и наука прошла мимо них. Некоторые примеры этих выступлений удобнее привести здесь же.

Крупный палеонтолог и зоолог Агассис, автор кювьеистских гипотез о множественных катастрофах и множественных актах творения, пытался согласовать эти идеи с фактами при помощи гипотезы «пророческих типов». Он не мог не выступить против эволюционной идеи, стремительно вытеснявшей из науки креационизм. В работе о виде и принципах классификации в зоологии Агас-

сис (Agassiz, 1869) критиковал дарвинизм с позиций антиэволюционизма, который, по его мнению, является единственно научной доктриной в биологии, так как строго придерживается фактов и не допускает простора фантастическим домыслам. Вслед за Агассисом креационисты продолжали утверждать, что каждый отдельный вид растений и животных — это облеченная в телесную форму мысль бога.

С запоздалой критикой эволюционизма выступил Катрфаж (Quatrefages, 1870). Основа этой работы — проповедь воинствующего эмпиризма: надо не измышлять гипотезы об эволюции, а описывать факты. Последние же свидетельствуют против эволюции.

§ 4. Зарождение антидарвинистских гипотез эволюции

Как уже отмечалось, 1864—1865 гг. были переломными, так как ими датируется начало размежевания школ внутри эволюционизма и появление первых работ, в которых дарвинизм подвергался критике уже со стороны эволюционистов.

В работе «О теории Дарвина» А. Кёлликер (Köllicker, 1864) выступил против учения Дарвина с собственной гипотезой эволюции, названной им теорией «гетерогенного размножения». Критическая часть работы содержит соображения против «теории полезности» Дарвина (новые формы возникают безотносительно к полезности), против медленности и постепенности эволюции (существует очень много хиатусов и они слишком велики, чтобы их происхождение можно было бы объяснить как вторичное явление, через вымирание переходных форм) и против принципа борьбы за существование и естественного отбора (они — мало подкрепленные доказательствами гипотезы).

Отвергнув дарвинизм как неверную гипотезу, Кёлликер отвергает и гипотезу творения как ненаучную. По его мнению, остается только одна возможность — признать, что эволюция идет скачкообразно, под влиянием господствующего над всей природой особого внутреннего закона развития, который он в другом месте называет «великим планом развития». Механизм скачкообразных превращений одних форм в другие, даже и таксономиче-

ски далеких, состоит, по Кёлликеру, во внезапных изменениях зародышевых стадий. Сама по себе мысль о возможности эволюции взрослых форм путем изменения процесса эмбриогенеза (высказанная еще Жоффруа Сент-Илером в принципе «остановок развития») оказалась, как известно, весьма плодотворной. Но вместо поисков ее фактических доказательств Кёлликер построил свою гипотезу исключительно на аналогиях эволюции с процессом онтогенеза при непрямом развитии (смена поколений у гидроидных медуз и т. д.).

Концепция Кёлликера содержала зародыши основных антидарвинистских теорий, получивших позднее широкое распространение, — сальтационизма, автогенеза и телеогенеза, а также теорий, сводящих законы эволюции к законам онтогенеза. Поэтому неправильно мнение, что взгляды Кёлликера «не оказали заметного влияния на развитие биологии» (Берман и др., 1966, стр. 241).

Вторым выступлением такого же плана явились работы Нэгели (Nägeli, 1865a, 1865b). Поскольку эти работы малоизвестны, остановимся на них подробнее. Одна из них была посвящена проблеме вида, а другая — вопросу о причинах формирования разновидностей у растений. Как и Кёлликер, Нэгели критиковал способ объяснения эволюции с помощью одного «принципа полезности». Не отрицая существования естественного отбора, Нэгели выступил против его универсализации. Сфера действия отбора, по его мнению, — физиологические, а не морфологические признаки. Последние имеют капитальное значение для организации, но для приспособления к среде, как правило, роли не играют. Этот отрыв *организационных* признаков от *приспособительных* и послужил Нэгели основанием для дополнения «принципа полезности» «принципом совершенствования». При этом, характеризуя организационные признаки, Нэгели смешивал два совершенно различных вопроса: причины существования и эволюции мелких индифферентных морфологических признаков (проблема корреляции) и причины эволюции от простого к сложному в сторону общего усовершенствования организации (проблема арогенеза).

Возражая против дарвиновского понимания эволюции, опиравшегося на представление о единой приспособительной ее основе, и выдвигая свой тезис о двойственной природе эволюции, Нэгели повторил главную идею Ламарка.

Даже формулировки Нэгели о существовании независимого от среды стремления к повышению организации (к чему и сводится его «принцип совершенствования») почти совпадают с соответствующими формулировками Ламарка (см., например, «зоологический принцип»; Ламарк, 1935, стр. 114, и др.). Сводя, как и Ламарк, совершенство организации к усложнению, Нэгели вынужден был придумывать особые силы, обеспечивающие его.

В работе о происхождении разновидностей Нэгели ввел понятие о модификациях, под которыми он понимал количественные изменения признаков, вызываемые влиянием внешних условий. Модификации ни при каких обстоятельствах не становятся константными и всегда остаются обратимыми. Они никогда не переходят в наследственную изменчивость. Индивидуальные неопределенные различия, лежащие, согласно Дарвину, в основе деятельности отбора, не могут, по Нэгели, быть модификациями.

Вычленение явления модификационной изменчивости и определение соответствующего понятия — заслуга Нэгели. Хотя воспользоваться им генетика и эволюционная теория сумели только через треть века.

Однако сам Нэгели главную задачу своей статьи видел в другом. Она состояла в опровержении догмата постоянства видов и в защите идеи об образовании разновидностей преимущественно путем отбора. Возможность образования разновидностей путем одного скачка, так же как и возможность более крупных скачков в духе «гетерогенного размножения», Нэгели не отрицал, но считал маловероятной. Таким образом, в начале своей деятельности он хотя и выступал в еще нерасчлененном, едином фронте эволюционизма, но, стремясь развить теорию эволюции, сделал ряд ошибок (отрыв организационных признаков от приспособительных и пр.), которые привели его через 20 лет на позиции телеологического ламаркизма (см. гл. 6).

Оуэн (Owen, 1868) при публикации третьего тома «Анатомии позвоночных» выступил с резкой критикой дарвинизма. Он отметил, что в пользу изменчивости видов высказывался раньше Дарвина и свою гипотезу «последовательных уклонений форм» с помощью принципа внутреннего совершенствования на основе внезапных резких уклонений считает не только оригинальной, но и более правильной. Оуэн отвергал как принцип отбора, так и

принцип прямого приспособления. Из этого видно, что взгляды Оуэна были весьма близки идеям Кёлликера.

Таким образом, центральным событием развития биологии в 1859—1864 гг. было противостояние эволюционной идеи антиэволюционизму и формирование фронта биологов-эволюционистов.

Конец первого этапа развития эволюционной теории характеризовался тем, что эволюционная идея в биологии одержала полную победу и началась борьба уже внутри лагеря эволюционистов. Обнаружились принципиальные расхождения во взглядах на характер действующих факторов, на источники и природу движущих сил эволюции и на многие другие проблемы эволюционного учения.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВТОРОГО ПЕРИОДА РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ (1865—1900 гг.)

В течение 35 лет (1865—1900 гг.) проходило два одновременно протекающих и взаимодействовавших процесса: 1) формирование и развитие эволюционной теории, т. е. дарвинизма с его разновидностями, и многих недарвиновских и антидарвиновских теорий эволюции; 2) проникновение эволюционной идеи в биологию, освоение учеными недавно открытого факта эволюции органической природы, формирование исторического метода, внедрение на его основе теории развития в исследовательскую практику натуралистов и, наконец, возникновение целого нового комплекса направлений и отраслей эволюционной биологии.

Некоторые общие вопросы соотношения между эволюционной теорией и эволюционной биологией уже были освещены в гл. 1 (§ 2). Здесь же будет кратко рассмотрено возникновение эволюционной биологии как комплекса направлений и отраслей, в который почти одновременно вошли эволюционная палеонтология, эволюционная систематика, эволюционная эмбриология, эволюционная морфология и сравнительная анатомия, эволюционная биогеография. В нашу задачу входит лишь самая краткая общая характеристика образования этого комплекса, более подробное рассмотрение входит в компетенцию истории соответствующих наук.

§ 1. Смена проблематики в течение второго периода

В процессе развития эволюционной теории ее проблематика изменялась не один раз. Изменялась она и на протяжении последних 35—40 лет прошлого века.

Логически первой проблемой эволюционной теории было доказательство самого факта эволюции. Хотя по существу она более чем убедительно была решена в «Происхождении видов», сам Дарвин продолжал работать над ней еще и в 70-х годах (животное происхождение человека и др.). В книгах того времени, посвященных теории эволюции (например: Ролле, 1865; Шмидт, 1876), главное внимание уделялось «доказательствам эволюции». Так называемые «прямые доказательства» черпались из палеонтологии и селекции, а «косвенные доказательства» — из систематики, эмбриологии, сравнительной анатомии, морфологии и биогеографии. То, что доказательства факта эволюции были собраны в достаточном количестве в «Происхождении видов» и что среди них были доводы особенно высокого качества, стало ясно лишь ретроспективно. На протяжении еще долгого времени многие биологи стремились приводить все новые доказательства реальности эволюции. С одной стороны, они считали эволюцию фактом, а с другой — практически подходили к ней как к рабочей гипотезе, которую надо еще проверить. Исследовательские задачи сливались с пропагандистскими и педагогическими. После 1865 г. для большой группы биологов центр научных дискуссий переместился от вопроса о существовании эволюции к вопросам восстановления ее картины и к ее причинному анализу.

При таком течении событий сам момент смены проблематики в науке трудноуловим, как и достижение всякого критического состояния в постепенно (градуально) идущих процессах. В эволюционной теории не существовало ясно очерченного порога, за которым какая-то большая проблема единодушно объявлялась бы исчерпанной и становилась бы лишь достоянием учебной, а не научной работы. И тем не менее можно утверждать, что где-то в конце 70-х—первой половине 80-х годов проблема реальности эволюции уже мало занимала умы ученых, стоявших на переднем крае знаний, и все больше становилась учебным вопросом.

В первой половине 80-х годов появляются симптомы поворота и в другой проблеме эволюционной теории. При жизни Дарвина эволюционная теория была вынуждена самостоятельно судить об отдельных факторах эволюции. Именно только судить, потому что в отсутствие специальных методик и программ исследований систематического

изучения этих факторов не велось. Ниже будут рассмотрены исследования, выполненные в 60—70-х годах и объединенные нами под названием «Ранний экспериментальный эволюционизм». Как бы ни было велико значение многих из этих работ (а среди них были опыты Менделя и Дарвина), они носили спорадический характер, являясь отдельными, частично оставшимися непонятными современникам всплесками научной мысли.

С появлением в 80-х годах экспериментальных методов изучения изменчивости в онтогенезе и новых отраслей — экспериментальной эмбриологии («механики развития») животных (Ру, Гис, Дриш) и экспериментальной морфологии растений (Бонье, Клебс), а также с проведением систематических исследований изменчивости, локализации материальной основы наследственности в клеточном ядре, наследования приобретенных признаков и т. п. впервые возникла возможность планомерно изучать причины и закономерности онтогенетической изменчивости организмов, в частности функциональных приспособлений, и другие вопросы, входящие в цикл проблем онтогенетических основ эволюции, а также законы наследственности. Правда, до поры до времени эти работы были не такими эффективными, как это ожидалось современниками, тем не менее они обозначили важный перелом в самом подходе к исследованиям отдельных факторов эволюции.

В речи «Факторы органической эволюции» Тимирязев (1890) приветствовал появление экспериментальной морфологии, способной управлять формообразованием растений, и вместе с тем подчеркивал, что ее задачи выходят за рамки задач дарвинизма. Из этого высказывания видно, что Тимирязев правильно понял возникшую в 80-х годах тенденцию к исследованию каждого отдельного фактора эволюции специальными средствами и специально подготовленными для этого группами ученых.[1] В рамках классического дарвинизма и других эволюционных доктрин задача углубленного изучения факторов эволюции не могла быть осуществлена. Так или иначе, но в первой половине 80-х годов возникла заметная тенденция к их специальному и систематическому изучению и тем самым

[1] Вместе с тем Тимирязев в этой же речи ошибочно выступил против поисков общих законов наследственности (1939, т. 5, стр. 138).

к освобождению эволюционной теории от необходимости поверхностно судить обо всех факторах и — чаще всего вынужденно — высказывать спекулятивные соображения и гипотезы.

Остановимся еще на одном доводе в пользу того, что именно в первой половине 80-х годов произошло существенное изменение в проблематике эволюционной теории. В эти годы начал зарождаться новый комплекс биологических наук, тоже в значительной мере стимулированный эволюционной теорией и ее нуждами, а также логикой развития всей биологии.

В 60—70-х годах под влиянием эволюционной теории произошла грандиозная перестройка биологии и возник комплекс новых направлений и отраслей «эволюционной биологии» или «филогенетического направления». Возникло своеобразное взаимодействие между науками, входящими в комплекс эволюционной биологии XIX в. За исключением самого учения Дарвина, включавшего данные селекционных опытно-практических работ, все остальные части комплекса представляли собою знания, добытые описательно-натуралистическим методом, т. е. включали наблюдения и их толкования. Интерпретивность выводов и обобщений, неизбежно связанная со способами получения первичных данных (наблюдения, описания), усиливалась специфическими целями, которые преследовали эти работы, — построения всеобщей филогении. Все это если не исключало, то в значительной мере препятствовало исследованиям причинного механизма эволюции. Развитие последних требовало создания нового комплекса наук «экспериментально-эволюционной биологии». Этот комплекс также стимулировался эволюционной теорией. Но он был связан с экспериментальной проверкой и углубленным изучением всех факторов и законов эволюции, как выдвинутых в теории Дарвина, так и вновь открытых.

Вся совокупность этих направлений экспериментально-эволюционной биологии конца прошлого века заключала в себе только отдельные точки роста и зачаточные состояния будущего нового комплекса наук, возникшего и гигантски развившегося уже в нашем столетии вокруг генетики, экологии, биоценологии, экспериментальной микросистематики и других наук.

§ 2. Проникновение эволюционной идеи в основные отрасли биологии и роль дарвинизма в этом процессе

Одни авторы считали, что уже к середине 70-х годов этот процесс при ведущей роли дарвинизма был в основном завершен. В статье «Антропология и дарвинизм» И. И. Мечников (1960) утверждал, что в сравнительно короткое время дарвинизм проник во все области биологических наук (стр. 159). По мнению крупного палеонтолога-дарвиниста О. Марша (Marsh, 1879), дискуссии вокруг идей эволюции среди ученых-биологов уже закончились бесповоротной победой эволюционизма и перенеслись в другую плоскость — о факторах и законах эволюции.

Другие авторы считали, что в 70-е годы оппозиция против дарвинизма была еще очень сильна. По словам О. Шмидта (1876), в Англии она была «весьма значительна, особенно с тех пор, как сделалось очевидным, что... он (Дарвин, — *К. З.*) ввел человека в круг своих изысканий и применяет к нему все выводы своей теории» (стр. 6), но «по эту сторону канала спор и раздражение еще сильнее. В Германии дарвинизм сделался насущным хлебом газет и периодических изданий, философских и теологических» (там же).[2]

В 1898 г. Э. Геккель (1919) выделил следующие четыре фазы развития эволюционной теории начиная с 1859 г.: «Первое десятилетие — почти всеобщее сопротивление новому учению...; второе десятилетие — упорнейшая борьба с нерешительными результатами; третье десятилетие — прогрессирующая победа дарвинизма во всех областях биологии; в четвертом десятилетии — наконец, всеобщее признание со стороны всех компетентных естествоиспытателей» (стр. 4). Из этой выдержки следует, что эволюционная идея получила признание в биологии только в 80—90-х годах.

[2] Во Франции эволюционная идея стала господствующей в биологии уже в конце 60—70-х годов. При этом многие десятилетия ведущее положение занимал там ламаркизм. Нельзя, однако, сказать, что дарвинизм в этой стране совершенно не популяризировался. Например, Э. Ферьер опубликовал в 80-х годах большую книгу «Дарвинизм», в которой не только излагал и поддерживал эту теорию, но и пытался с ее позиций объяснить эволюцию языков и антропогенез. На русском языке вышел краткий популярный вариант этой книги (Ферьер, 1894).

Надо учесть также, что, говоря о победе дарвинизма, Мечников, Шмидт и Геккель имели в виду не дарвиновскую теорию естественного отбора (которая не получила всеобщего признания и в конце столетия), а идею об эволюции органической природы, которая одержала победу в биологии, только приняв форму дарвинизма. Проникновение эволюционной идеи и исторического метода во многие отрасли биологии в течение 60—70-х годов осуществлялось под влиянием дарвинизма, который воспринимался большинством современников как теория, впервые доказавшая явление органической эволюции. К этому внутринаучному процессу не имели прямого отношения эксцессы, о которых писал Шмидт, вспыхнувшие в философско-клерикальных кругах, особенно после выхода в 1871 г. книги Дарвина «Происхождение человека и половой подбор».

Борьба религиозных и реакционно-философских кругов против дарвинизма и эволюционной идеи в биологии оказывала, конечно, некоторое воздействие на известную часть биологов. В качестве контрмеры отдельные воинствующие дарвинисты того времени доказывали, что защищаемая ими биологическая теория является не только теорией развития органической природы, но новой общественно-политической идеологией и даже новой религией. Вся эта околонаучная борьба в какой-то мере влияла на умы главным образом тех немногих биологов, которые непосредственно участвовали в ней. Однако не она, конечно, определяла взаимоотношения, которые складывались между отраслями внутри биологии, и в частности между новой отраслью — эволюционной теорией в форме учения Дарвина — и уже сложившимися «классическими» науками. Эти взаимоотношения определялись объективными законами, управляющими последовательным развитием знаний. Но эти законы, как и всякие другие, проявлялись через множество отклонений и попятных движений, связанных, в частности, с воздействиями на науку со стороны философских и религиозных сил, с борьбой мнений внутри науки.

Далее будет показано, что эволюционная идея проникла в основные отрасли биологии именно в 60—70-е годы, а не позднее. Что же касается датировки окончания этого процесса, то это вопрос трудный и спорный. Например, в биохимию и физиологию животных и растений эволю-

ционные идеи по-настоящему проникли только в XX в. и далеко не в самом его начале. Дитя XX в.— генетика — первое время проходила свой собственный «метафизический период», и эволюционная идея в эту порожденную эволюционизмом науку пришла только более чем через четверть века.

С нашей точки зрения, расцвет филогенетического направления в биологии приходится на 60—70-е годы, а в первой половине 80-х годов в связи с ростом интереса к экспериментальному изучению изменчивости в онтогенезе и к микроскопическим исследованиям в области цитологии и механизмов оплодотворения период расцвета этого направления заканчивается. Но это не единственная точка зрения. Например, А. Н. Северцов (1932) считал, что «филогенетический период в зоологии» продолжался в течение 60—90-х годов XIX в. (стр. 3).

§ 3. Филогенетическое направление в биологии

Казалось бы, что, признав факт эволюции, биологи должны были вначале исследовать самые первые шаги этого процесса, изучить эволюцию в ее самых узловых пунктах, которые вместе с тем не уводили бы их в такую глубь веков, где все суждения становятся зыбкими, т. е. изучать зарождение процессов расо- и видообразования. Именно к такому пути дальнейшего развития эволюционной биологии и эволюционной теории толкал метод, примененный самим Дарвином. Непреложный факт состоит в том, что вся логика учения Дарвина призывала биологов к анализу причин эволюции на таких микроинтервалах этого процесса, которые делают его доступным точному — и в существенных фрагментах — экспериментальному изучению. По этому пути сразу же пошли лишь отдельные ученые. Большинство же биологов, создавшее целое научное движение, работало в другом направлении.

Первоочередной задачей эволюционной биологии было объявлено построение «большой филогении». Основные интересы массы биологов были обращены не к факторам и законам эволюции и не к изысканию возможностей управления этим процессом, а к далекому прошлому. Эти биологи несколько неожиданно поворачиваются спиной к на-

стоящему и готовы изучать его только для служебных целей, чтобы с его помощью прояснить прошлое. Каузальные задачи науки отодвигаются на задний план и простор получает описательное знание. Правда, в рамках филогенетического направления существовали разные подходы к задачам исследований и об этом будет сказано ниже, но все же преобладающим типом исследования было установление родственных связей, поиски предковых и переходных форм, происхождение типов, классов и других крупных таксонов, происхождение органов. Венцом и целью всей этой работы, по словам Геккеля, было создание (построение) филогенетического дерева каждого отдельного таксона, а генеральной целью всей биологии объявлялось построение общего филогенетического дерева растений и животных.

Отдельные попытки экспериментального подхода к изучению факторов и причин эволюции не привлекали должного внимания, они оказывались настолько фрагментарными, что историки науки были убеждены, что последовательность фактически избранных в биологии «направлений главного удара» вполне соответствует логике ее развития.

Естественно поэтому, что расцвет филогенетических исследований хотя и привел к внедрению эволюционной идеи и исторического метода в разные отрасли биологии, но развитию самой эволюционной теории принес гораздо меньше пользы, чем это казалось большинству современников. Вот почему так много биологов того времени видели в дарвинизме прежде всего учение, доказывающее сам факт эволюции, а не теорию, объясняющую ее причины. Тем не менее именно деятелями филогенетического направления были созданы новые отрасли биологии, сделаны многие капитальные открытия, сформулированы важные закономерности эволюции. К числу последних относится «биогенетический закон» (Ф. Мюллер, А. О. Ковалевский, Э. Геккель), закон адаптивных и инадаптивных путей эволюции (В. О. Ковалевский), закон дивергенции, или адаптивной иррадиации (радиации) групп (Ч. Дарвин, В. О. Ковалевский, Г. Осборн), принцип неспециализированности предковых форм (Э. Коп), закон необратимости эволюции (Л. Долло), принцип мультифункциональности и закон эволюции органов путем смены функций (А. Дорн), принцип субституции органов (Н. Клейненберг), закон

ранней закладки прогрессивных органов (Э. Менерт) и некоторые другие обобщения.

Вождем филогенетического направления обычно признается Геккель. И действительно, во «Всеобщей морфологии» (Haeckel, 1866) были сформулированы общие задачи биологии в связи с необходимостью применить идею эволюции к систематике. Они сводились к установлению генеалогии живой природы, с помощью которой было бы доказано единство органического мира, к описанию грандиозной картины эволюции, основанной на кровном родстве, монофилетичности и дивергентном характере развития. Под идейным влиянием Геккеля во второй половине XIX в., по выражению историка науки Э. Норденшельда (Nordenskiöld, 1926), на страницах книг по биологии вырос целый лес филогенетических деревьев. Увлечение построением таких деревьев было следствием трех обстоятельств: во-первых, они явились логически ясным и простым способом применения исторического метода к систематике, во-вторых, они были наиболее наглядным способом реализации результатов, полученных с помощью предложенного Геккелем метода «тройного параллелизма» (установление степени родства и места на филогенетическом дереве путем сопоставления данных палеонтологии, эмбриологии и сравнительной анатомии), и, в-третьих, благодаря энтузиазму Геккеля, его яркому таланту пропагандиста идеи создания «большой филогении органической жизни».

Однако некоторые другие выдающиеся ученые находили иные пути применения исторического метода к биологическим исследованиям и достигли более глубоких результатов, чем Геккель. Несомненно, что Геккель был выдающимся борцом за утверждение эволюционной идеи, изобретателем многих удачных терминов, автором ряда громко прозвучавших обобщений, но он не был исследователем такого типа, как Дарвин, Мечников и В. О. Ковалевский, которые соединяли большую глубину поиска с осторожностью обобщающей мысли. Вряд ли, однако, можно согласиться и с Э. Радлем (Radl, 1905), сделавшим заключение, что склонность Геккеля к натурфилософии связана прежде всего со «свойством немецкого ума.. углубляться в спекуляции и ... заменять глубину мысли только глубиной терминов» (стр. 241). Недостатки Геккеля объясняются, разумеется, не национальными особен-

ностями его ума, так как, например, Фриц Мюллер был полностью свободен от них. Они связаны, по-видимому, как с психологическими моментами его творчества, его темпераментом и поспешностью в выводах, так и с воспитанием. Ему не был привит иммунитет против «океновщины», т. е. против подмены научных обобщений натурфилософскими надуманными полуфантастическими суждениями.

Великие обобщения, выдвинутые Дарвином после многолетнего кропотливого труда по собиранию первичных фактов, рассматривались им самим скорее в качестве рабочих гипотез, чем как окончательно установленные истины. Многочисленные обобщения, сформулированные Геккелем под названием законов, как правило, таковыми не являлись и, за исключением основного биогенетического закона, носили характер натурфилософских голословных суждений.

Геккель усматривал главные задачи эволюционной биологии в описании картины прошедшей эволюции и поворачивал биологию от актуальных задач по проверке недавно открытых фундаментальных законов к чисто феноменологическим работам, от перспективных исследований к ретроспективным.

Такой поворот не мог не тревожить некоторых его современников, так же как и склонность Геккеля к натурфилософским спекуляциям. Однако становление эволюционной биологии не сводилось к деятельности одной геккелевской школы.

§ 4. Формирование эволюционной палеонтологии

Первые годы казалось, что именно палеонтология вскоре получит прямые доказательства не только реальности эволюции, но и реальности тех или иных ее причинных механизмов. Воодушевляющими были такие находки, как Archaeopteryx lithographica (в 1861 г.) и особенно как ряд форм раковины Planorbis multiformis, обнаруженный в третичных озерных отложениях Штейнгейма в Вюртемберге. Этот ряд форм был найден в 40 последовательных, несмещенных слоях известняка и «каждый слой характеризуется одной или несколькими разновидностями, которые в его пределах сохраняются постоянными или изменяются мало, а у границ каждого

слоя постепенно переходят в другие» (Hilgendorf, 1866, стр. 474). В 1873 г. О. Марш опубликовал важные данные о верхнемеловых зубатых птицах с двояковогнутыми позвонками, найденных в США (Канзас). Находка Ichtyornis dispar была очень важной, так как представляла собою, по выражению Геккеля, «драгоценную переходную форму» от первоптиц к современным птицам.

В 70—90-х годах было установлено немало филогенетических «рядов форм» от фораминифер до знаменитых рядов паллюдин из пресноводных отложений дунайского бассейна (М. Неймайр), рядов аммонитов (Л. Вюртенбергер, В. Вааген и др.), морских ежей, полных серий форм двустворчатых моллюсков сем. Dreissensidae из последовательных отложений плиоцена понтокаспийского бассейна (Н. И. Андрусов), а также реконструкции эволюционных рядов третичных лошадиных, слонов и динотериев, китов и многих других групп. В эти же годы Гексли опубликовал серию исследований по ископаемым позвоночным (бесчелюстные, кистеперые, котилозавры, черепахи, динозавры и другие группы рептилий, птицы, сумчатые, неполнозубые, копытные, китообразные, приматы и др.), а также по беспозвоночным (ракообразные, ракоскорпионы и др.).

Венцом палеонтологических открытий XIX в. было обнаружение на о. Ява в 1897 г. остатков скелета обезьяночеловека — питекантропа.

Все эти данные доказывали реальность эволюции, но вместе с тем являлись материалом, на котором основывались как телеологические и ортогенетические идеи и гипотеза эволюции путем прямого приспособления, так и теория дивергентной эволюции на основе отбора. Неясным оставалось самое важное: составлены настоящие (истинные) ряды форм из несмещенных осадков, образовавшихся в замкнутых бассейнах из наследственно различающихся форм, или же из непаследственных (модификации). Предметом споров был вопрос о том, что лежит в основе самой эволюции, «ряды форм» или же пучки дивергирующих (адаптивно радиирующих) групп и какое из этих толкований является временной научной конструкцией, сооруженной из-за недостаточности наших знаний.

Трудности в истолковании данных палеонтологии в течение последних десятилетий XIX в. не только не умень-

шались, а скорее даже нарастали. В статье «Дарвинизм и палеонтология» Ж. Лессертиссье (Lessertisseur, 1959) утверждал, что все крупные палеонтологи 60—90-х годов «исповедовали недарвиновский трансформизм» (стр. 158) и были неоламаркистами или идеалистами-телеологами. В этой оценке игнорируется существование в те времена сильной школы палеонтологов-дарвинистов, включавшей таких выдающихся ученых, как Т. Гексли, В. О. Ковалевский, М. Неймайр, Л. Вюртенбергер, Дж. Лейди, О. Марш и др. Правильнее было бы утверждать, что многие палеонтологи развивали антидарвиновские идеи и что их число к концу века все возрастало.

Сыграв большую роль в становлении эволюционной идеи и исторического метода в биологии, палеонтология не смогла оказать сколько-нибудь заметного влияния на обоснование и развитие теории естественного отбора. Впервые, видимо, на эту особенность отношения палеонтологии к эволюционной теории обратил внимание еще столетие тому назад Гексли (1927): «Данные палеонтологии вполне совместимы с любой формой учения» об эволюции (стр. 144). Об этом же напоминают многие современные эволюционные палеонтологи (Simpson, 1953; Olson, 1966): в частности, Олсон (1966) подчеркивает, что «палеонтология не давала и не дает в настоящее время материала для решения основных проблем эволюционной теории» (стр. 38) — таких как природа и происхождение наследственной изменчивости, механизмы преобразования изменений в новые приспособления и т. д.

Надо сказать, что как бы ни было велико значение отдельных открытий ископаемых переходных типов и рядов форм и в еще большей степени всей совокупности этих открытий, все же начало эволюционной палеонтологии положили не они. Основателем эволюционной палеонтологии стал В. О. Ковалевский. «Среди пионеров-эволюционистов» в области палеонтологии выдающаяся роль принадлежала Ковалевскому, писал А. Борисяк (1926, стр. 13), а О. Абель (Abel, 1918) называл Ковалевского «гениальным эволюционистом, основателем современной филогенетической палеобиологии» (стр. 10). Кроме книги Борисяка творчеству Ковалевского посвящена монография Л. Ш. Давиташвили (1946) и много статей. Поэтому здесь будет кратко освещен только один вопрос — на-

сколько глубоко удалось Ковалевскому использовать идеи Дарвина.

Деятельность Ковалевского была кратковременной. Все его исследования по эволюционной палеонтологии были опубликованы между 1873 и 1877 гг. В нескольких работах по эволюции третичных копытных содержалось обоснование новейших методов эволюционной палеонтологии, покоящихся на глубоком использовании принципов дарвинизма. Осборн (Osborn, 1894) писал, что «четыре замечательные работы Ковалевского смели всю сухую традиционную европейскую палеонтологию. Они были проникнуты новыми идеями Дарвина и вопросам происхождения в них придается гораздо большее значение, чем установлению новых родов и видов» (стр. 189).

Целая плеяда выдающихся палеозоологов признала Ковалевского основателем эволюционной палеонтологии (А. Годри, Л. Рютимейер, К. Циттель и др.). О. Абель, Л. Долло, Ш. Депере и некоторые другие палеонтологи-эволюционисты считали себя учениками Ковалевского.

Если Геккель и его школа систематиков-филогенетиков интересовались только степенями сходства форм, применяли по существу сравнительно-морфологический метод и филогения описывалась ими как ряд форм, расположенных одна после другой, то цели исследований Ковалевского были гораздо более глубокими. Он хотел проследить не только сам процесс эволюции органа, но и изучать его причинную обусловленность. Он всегда стремился разгадать приспособительное значение ископаемых форм и к установлению их филогении подходил не формально (как к смене форм), а эволюционно-экологически (как к смене приспособлений). Эволюцию Ковалевский понимал как приспособительный процесс, осуществляющийся путем проб и ошибок, т. е. идущий под воздействием естественного отбора.

Если Геккель в своей практической работе зоолога-эволюциониста использовал дарвинизм весьма поверхностно, лишь как общую идею эволюции, то Ковалевский, занимаясь реконструкцией путей эволюции копытных, опирался на самую сущность дарвинизма — на теорию естественного отбора. Использовав в качестве материала исследования ископаемые остатки третичных копытных, которыми располагали европейские музеи, Ковалевский непосредственным объектом работы избрал кости конеч-

ностей и зубной аппарат. Такой выбор был связан с тем, что именно на этих органах наиболее полно проявлялся приспособительный характер эволюции, именно они оказались наиболее реактивными при смене условий существования животных (смена лесной растительности на степную), образа жизни и питания (смена сочных гидроморфных травянистых растений на жесткие ксероморфные степные травы). Ковалевский сумел доказать не только закономерность эволюции четырехпалых лесных мелких животных с простыми однобугорчатыми зубами, приспособленными к кусанию, в сторону одно- и парнопалых крупных степных травоядных животных со сложно устроенными перетирающими зубами, но и необходимость ее селективного характера. Исследуя направление эволюции разных групп копытных, Ковалевский учитывал не только отбор к новым источникам питания, но и воздействие межвидовых отношений. Процесс редукции пальцев, увеличение размеров тела животных и многие другие изменения, как это показал Ковалевский, могли происходить только в условиях постоянного селективного давления хищников. И при этом «биологический заказ» на формирующийся тип животного и на особенности его поведения был не просто обусловлен действием хищников в качестве агентов отбора, он был тесно связан и с особенностями ландшафта (открытые равнины с невысокой травянистой растительностью, среди которой животные не могли затаиваться, прятаться от преследования).

Разработанный Ковалевским способ анализа ископаемого материала не только положил начало глубоко дарвинистскому методу палеонтологических исследований, но оказался основополагающим при создании эволюционной палеобиологии, палеоэкологии и палеоэтологии.

Ковалевскому удалось установить ряд важных общих закономерностей эволюции, существенно дополняющих классический дарвинизм (об этом подробнее см. в главе 5).

§ 5. Возникновение других направлений эволюционной биологии

Работами ряда исследователей и прежде всего обширными сравнительно-эмбриологическими наблюдениями А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова начиная с 1865 г.

в течение десяти—пятнадцати лет были заложены основы эволюционной эмбриологии животных. Публикуется знаменитая серия исследований эмбриогенеза ланцетника, асцидий, баланоглоссуса, а также представителей губок, кишечнополостных, червеобразных, иглокожих и членистоногих. На ранних стадиях онтогенеза у этих животных было открыто принципиальное сходство в строении зародышевых листков и в способах развития. У животных, принадлежавших к различным типам организации, обнаружилось глубокое морфологическое сходство и единство в способах эмбриональных преобразований, которое наиболее просто объяснялось наличием кровного родства между ними, т. е. с эволюционных позиций. Установление гомологии двух первичных зародышевых листков у всех типов многоклеточных животных и доказательства их филогенетического родства были восприняты самим Дарвином как важное свидетельство в пользу реальности эволюции.

Вопрос о значении работ А. Ковалевского в развитии эволюционной биологии и об особенностях его большого вклада в общие филогенетические идеи второй половины XIX в. подробно рассмотрен в ряде отечественных работ (Кнорре, 1940; Догель, 1945; Бляхер, 1959). Некоторые зарубежные историки биологии (Nordenskiöld, 1926; Singer, 1934) проводят мысль о зависимости идейной направленности и выводов работ Ковалевского в области эволюционной эмбриологии животных от обобщений Геккеля. В свое время Мечников обстоятельно доказал, что Ковалевский шел собственным путем, который отличался гораздо большей осторожностью и строгостью обобщений, чем это имело место у Геккеля. А. Г. Кнорре (1940) также указал на ошибочность принижения роли работ Ковалевского и подчеркнул, что они опирались на идеи Дарвина, а не Геккеля (стр. 202). Ковалевский стал классиком эволюционной биологии XIX в. благодаря фундаментальным, блестяще выполненным сравнительно-морфологическим исследованиям эмбриогенеза животных, которые давали богатый материал для эволюционно-филогенетических обобщений в духе дарвинизма (биогенетический закон, доводы в пользу монофилии и т. п.).

Вклад Мечникова в развитие эволюционной биологии был не менее фундаментальным, но несравнимо более разнообразным: он был не только сооснователем эволюцион-

ной эмбриологии, эволюционной морфологии, эволюционной физиологии, патофизиологии и иммунологии, но и теоретиком эволюционной теории, мастером острой научной критики, которой он подверг и некоторые стороны учения Дарвина, и недостаточную строгость обобщений Геккеля, и ряд эволюционных идей, высказанных другими авторами.

В 1877—1886 гг. Мечников выдвинул оригинальную гипотезу происхождения многоклеточности («гипотеза паренхимеллы»), которая, по современным представлениям (Беклемишев, 1964б; Иванов, 1968, стр. 260—263), гораздо ближе к истине, чем гипотеза гастреи, выдвинутая Геккелем.

Работы в области сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных, критические выступления в адрес Геккеля, разработка собственной гипотезы происхождения многоклеточных — все это сделало Мечникова одним из участников и лидеров филогенетического направления в биологии. В противоположность Геккелю Мечников был противником скоропалительных, малообоснованных и слишком широких обобщений.

В эти же годы Мечников открыл существование у губок, плоских червей и других низших беспозвоночных внутриклеточного пищеварения. Начиная изучение эволюции пищеварительной функции от деятельности отдельных мезодермальных амебоидных подвижных клеток до образования истинного пищеварительного тракта, Мечников по существу заложил основы эволюционной физиологии пищеварения. В начале 80-х годов он обратил внимание на то, что подвижные амебоидные клетки, захватывающие инородные тела, существуют у высших беспозвоночных, например, у иглокожих и участвуют в разрушении личиночных органов. В 1882 г. Мечников поставил опыты над медузами, в которых доказал, что эти клетки выполняют защитную функцию. Так была заложена основа фагоцитарной теории воспаления и иммунитета (1883—1892 гг.). Это была огромная победа эволюционной идеи, воплощенной в комбинированном применении исторического, сравнительного и экспериментального методов исследования. Все последующие работы Мечникова в области патологии, иммунологии и микробиологии также были проникнуты эволюционной идеей, целиком захватившей его еще в юношеском возрасте. О работах Меч-

никова в области самой теории эволюции будет сказано в главе 5.

Уже из этого самого сжатого описания работ Мечникова видно, что его огромный вклад в эволюционную биологию не может быть уложен в рамки «филогенетического направления», обычно ассоциируемого с геккелевским направлением. Его исследования, начатые в 80-х годах, вошли в состав основополагающих работ, знаменовавших начало новой эры — становления комплекса наук эволюционно-экспериментальной биологии.

В 60—80-х годах эволюционная идея проникла и в биогеографию, превратив ее в отрасль эволюционной биологии. В ряде частных региональных флористических и фаунистических работ состав и современные особенности растительного и животного мира объяснялись историческими причинами, нередко практиковался уже эволюционно-экологический подход, делался акцент на анализе адаптивного строя сообществ и доминантных видов и т. п. При этом преобладали дарвинистские и мехаполамаркистские аспекты в объяснении возникновения тех или иных адаптаций и при истолковании процессов видообразования. Толчком к возникновению эволюционной биогеографии послужили работы самого Дарвина (соответствующая глава в «Происхождении видов»), работы А. Уоллеса, Д. Гукера и др. Примерами таких работ в русской биологии могут служить исследования М. Н. Богданова Н. А. Северцова и др.

Датой возникновения эволюционной зоогеографии как особой науки условно можно считать 1876 г., когда Уоллес опубликовал работу «Географическое распространение животных», в которой развивалась идея о генетической связи между расселением вымерших и современных фаун, о постепенно идущих исторических процессах распространения и преобразования фаун в зависимости от изменения климата и растительного покрова, от изменений очертаний материков и океанов, от возникновения различных преград и т. п.[3]

В состав эволюционной биологии одной из первых вошла и сравнительная анатомия, коренным образом преоб-

[3] О влиянии эволюционной идеи на развитие биогеографии более подробно см. в работах Е. В. Вульфа (1944), Г. В. Наумова (1969, гл. 3) и др.

разованная после внедрения исторического подхода к оценке степеней сходства организаций (работы Р. Оуэна, Т. Гексли, К. Гегенбаура и др.).

Коротко следует напомнить о том, какова была во 2-й половине XIX в. судьба центральной проблемы систематики и теории эволюции — проблемы вида и видообразования. Увлечение «большой филогенией» привело к господству убеждения, что новая систематика должна разрабатываться сверху (т. е. от самых крупных таксонов) а не снизу (от образования новых рас и разновидностей).

Нами уже отмечалось (Завадский, 1961, 1968), что проникновение эволюционной идеи в систематику сопровождалось переключением интересов на поиски переходных форм и связующих звеньев, на обнаружение данных, доказывающих динамичность, текучесть всех таксонов и отсутствие строгих границ между ними. Внимание же к проблеме устойчивости форм было резко ослаблено. Естественно, что особенно пострадали исследования вида, так как, во-первых, они были заслонены построением целого леса филогенетических деревьев, отражающих родственные связи и происхождение крупных таксонов, а во-вторых, казалось, что изучение статики вида уже исчерпано, что исследование вида как стабильного состояния — пройденный этап науки. Кроме того, систематики-дарвинисты и особенно ламаркисты чрезвычайно упрощали проблему видообразования из-за организмоцентрического понимания самого эволюционного процесса. На самом же деле в те годы ученые почти ничего не знали о внутренней генетической и популяционной организации вида, не могли и подозревать, что она грандиозно сложна. Считалось, что самые сложные виды включают всего несколько подвидов и разновидностей. Надо упомянуть также о том, что кроме организмоцентризма и номинализма систематиков причиной отрицания реальности вида как особой формы существования и единицы развития живой природы явилось также вульгарно-эволюционистское толкование развития. Согласно этому пониманию, развитие отождествлялось с непрерывным процессом роста, идущим гладко, равномерным темпом и не образующим узловых точек и переломных моментов. С таких позиций вид рассматривался в качестве участка непрерывной ленты филетического развития, размеченной вехами только для удобства распознавания. Иначе говоря,

с точки зрения широко распространенного в те годы вульгарного эволюционизма, вид — это условное обозначение некоторого куска непрерывной ленты развития. Сам Дарвин не разделял такого понимания развития и подчеркивал, что, возникнув, виды становятся на более или менее продолжительное время «постоянными». Отдельные неточные формулировки Дарвина, дававшие повод обвинять его в отрицании реальности вида, объясняются тем, что главной задачей Дарвина было сокрушение господствовавшей доктрины неизменности вида. Однако позднее, когда возникла опасность вульгарно-эволюционистского толкования развития «без видов», Дарвин (1950) ясно и просто сформулировал свою позицию: «Как будто кто-нибудь сомневается в их временном существовании» (стр. 134). Более подробно все эти вопросы изложены в ранее опубликованных наших работах (Завадский, 1961, 1967а, 1968).

Таким образом, можно сказать, что в течение всей второй половины XIX в. изучение проблемы вида и видообразования подвигалось медленно. Это на первый взгляд парадоксальное положение с одной из важнейших проблем эволюционной биологии объяснялось рядом только что названных причин.

В заключение рассмотрим некоторые общие особенности развития эволюционной теории во второй половине XIX в. Прежде всего встает вопрос, случайно или закономерно в течение этого этапа развития эволюционной теории систематически не исследовались открытые Дарвином процессы борьбы за существование и естественного отбора, хотя все эти годы вокруг них бушевала горячая дискуссия. На первый взгляд это трудно объяснимое противоречие в развитии науки. На самом же деле экспериментальное исследование и изучение в природе борьбы за существование и естественного отбора было очень затруднено до разработки Ф. Гальтоном методик биометрии. Как только они были предложены, их начали (в самом конце века) применять и для изучения процессов отбора. Господство организмоцентрического мышления биологов, в том числе и дарвинистов, также препятствовало пониманию и изучению статистической природы процессов естественного отбора. Можно считать, что

одним из главных препятствий для исследования естественного отбора была и неразработанность вопроса об организации материального субстрата эволюции, о строении элементарных единиц эволюции, способных быть полем деятельности естественного отбора. Еще даже и не ставился вопрос о существовании надиндивидуальных систем типа местной (локальной) популяции, т. е. таких самовоспроизводящихся множеств организмов, которые достаточно дискретны, чтобы постоянная элиминация одной части этого множества не была губительной для другой его части и вместе с тем обладала известной степенью целостности. Не менее важными препятствиями являлись также неизученность таких факторов эволюции, как фенотипическая и генотипическая изменчивость, наследственность, динамика численности населений, процессы изолирования и т. п. Известную отрицательную роль сыграло также увлечение проблемами большой филогении, общий поворот интересов к описательно-ретроспективной тематике, а впоследствии, во второй половине 80-х и в 90-х годах, — повышенный интерес к экспериментальному изучению онтогенеза, к микроскопическим работам по цитологии оплодотворения и т. п.

Таким образом, кажущийся странным и противоестественным большой (в несколько десятилетий) разрыв между открытием законов эволюции и началом систематических работ по их проверке и более глубокому изучению на самом деле был закономерен. Вместе с тем само существование этого разрыва свидетельствует о непрямолинейности пути развития науки, о наличии затейливых зигзагов познания именно в тех точках, где его логика, казалось бы, требовала более прямых и более коротких путей.

Приведем интересную характеристику рассматриваемого периода, которую дал в свое время Ф. Дофлейн (1915): «Прямые сторонники и последователи Дарвина вовсе не развивали далее его теории: это можно сказать и о Геккеле, и о Гексли, и о целом ряде естествоиспытателей... Их заслуги принадлежат большей частью к другим областям, дарвинизмом же они занимались лишь постольку, поскольку он был теорией происхождения видов» (стр. 79). Это мнение Дофлейна должно быть признано вполне справедливым прежде всего по отношению к Геккелю. Далее будет подробно показано, что именно

«геккелевский дарвинизм» действительно нельзя характеризовать как одну из форм развития дарвинизма. Обобщая свою идею, Дофлейн писал далее, что «характерной чертой этого периода (т. е. последних 40 лет XIX в., — *К. З.*) является тот факт, что он весьма мало обогатил науку фактическими исследованиями причин формирования новых органических форм. Богат был этот период крупными успехами в области морфологии, эмбриологии, учения о клетке, палеонтологии и т. д. Теория же происхождения видов разрабатывалась прежде всего чисто логическим путем на основе уже существовавших теорий» (там же, стр. 82).

Ярко сформулированная в этой выдержке оценка рассматриваемого нами этапа развития эволюционной теории основана на анализе исторических фактов и безусловно заслуживает внимания. Однако отсутствие объективных показателей, характеризующих темп развития науки, заставляет признать, что слова, вроде «весьма мало» или «весьма много», не отражают хотя бы и приблизительно каких-либо конкретных величин.

В последующих главах будет приведено немало материалов, свидетельствующих в пользу того, что теория эволюции в те времена разрабатывалась «прежде всего чисто логическим путем». Но этот способ разработки теории был свойствен больше телеологическим и неоламаркистским гипотезам эволюции, чем дарвинизму. Ниже приводятся материалы, свидетельствующие о значительном размахе настоящих экспериментальных работ, предпринятых в 60—70-х годах многими учеными для анализа отдельных факторов эволюции.

§ 6. Ранний экспериментальный эволюционизм

Таким термином мы будем обозначать направление, сложившееся в биологии в начале 60-х годов и существовавшее примерно 20 лет, т. е. до той поры, когда А. Вейсман привлек внимание к критике общепринятого в то время положения о наследуемости приобретенных признаков. К этому направлению относятся все экспериментальные работы, посвященные эволюционным вопросам, независимо от позиций авторов. Следует учесть, что сама проблематика эволюционной теории той эпохи включала в себя исследование факторов эволюции, которые ныне

рассматриваются уже специальными дисциплинами (генетикой, экологией, биоценологией и т. п.). С другой стороны, условия для систематического экспериментального исследования отдельных факторов эволюции и тем более их взаимодействия еще не созрели, что доказывается судьбой опытов Менделя и Гальтона. Именно поэтому каждая из основных частей учения Дарвина и не могла быть немедленно же подвергнута систематической экспериментальной проверке и разработке, как ныне принято делать в естествознании после обнародования обобщений такого масштаба.

Еще не были разработаны методы, которые позволили бы точно проверить и развивать далее основные положения теории Дарвина. Поэтому в добиометрическую, догенетическую, доэкологическую и допопуляционистскую, эпоху перед экспериментаторами стояли огромные методические затруднения.

Большинство биологов того времени, интересовавшихся эволюционными проблемами, состояло из систематиков и морфологов, для которых всякая экспериментальная работа была глубоко чуждой. Поэтому господство филогенетического направления в биологии не было случайным. И тем не менее нашлись исследователи, сразу понявшие, что эволюционная теория приобретает прочную основу, опираясь на точные факты, полученные экспериментально и проливающие свет на процессы эволюции, совершающиеся в настоящее время. Для таких биологов вполне естественно было перевести обсуждение теории Дарвина на почву опытной проверки. В 60—70-х годах экспериментальные работы по эволюционной тематике хотя и не были еще массовыми, все же могли быть определены уже как особое направление. Его можно было бы назвать по имени инициатора «ранним экспериментальным дарвинизмом». Однако некоторые опыты выходили за рамки этого учения и поэтому правильнее назвать его более нейтрально «ранним экспериментальным эволюционизмом». Основной задачей биологии того времени представители этого направления считали изучение элементарных факторов и отдельных шагов эволюции. В центре внимания сразу же оказались вопросы о причинах и формах изменчивости, наследования изменений, механизмов выработки адаптаций и способов видообразования.

Крупнейшим представителем раннего экспериментального эволюционизма был сам Дарвин. Он знал цену прямым доказательствам и глубоко понимал различие между ними и косвенными доводами. Он всегда подчеркивал важность экспериментального изучения факторов и законов эволюции. Вот почему везде, где это было возможно, Дарвин стремился ставить точные опыты. Известно, что им были поставлены массы экспериментов по очень широкому кругу вопросов: от причин изменчивости у растений до выражения эмоций у животных и человека. Все они были направлены на разработку одной проблемы — теории естественного отбора. Дарвин много экспериментировал с малоизвестными в те времена явлениями изменчивости и наследственности как факторами отбора. Обширные экспериментальные работы были поставлены с растениями, чтобы выяснить приспособительное значение своеобразного строения листьев у насекомоядных растений, цветков у орхидных и различных форм цветков у одного и того же вида и индивида, возможность эволюции лазящих и вьющихся растений путем естественного отбора и т. п. Достаточно познакомиться с его книгой «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», содержащей более 100 таблиц с измерениями растений, чтобы присоединиться к мнению Н. И. Вавилова (1939) о Дарвине как о «тщательнейшем экспериментаторе, уделявшем большое внимание точности опыта и методам исследования. Здесь мы имеем чуть ли не первую попытку использовать биометрический метод. Дарвин, чтобы точнее обработать цифровой материал, обращается за помощью к своему двоюродному брату, основателю биометрики Ф. Гальтону» (стр. 8). Доказав полезность перекрестного опыления, Дарвин получил в руки ключ к объяснению, с позиций теории отбора, многих особенностей строения цветков, которые оказались приспособлениями к переносу пыльцы. Чтобы доказать, что именно отбор создает и накапливает индивидуальные различия, Дарвин, например, развел 54 сорта крыжовника и установил существование огромных различий между сортами по признакам плодов (по которым и проводился искусственный отбор), в то время как листья и цветки у всех сортов были поразительно сходными.

Для проверки различных гипотез о роли гибридизации в эволюции Дарвин много занимался скрещиванием голубей. В частности, для ресинтеза признаков дикого предка и для изучения плодовитости сложных и достаточно отдаленных гибридов он поставил опыт по объединению в одной гибридной птице признаков 5 наиболее различающихся между собою пород. Многие межпородные скрещивания производились Дарвином для проверки того, не вызывает ли гибридизация увеличения изменчивости.

К выдающимся представителям раннего экспериментального эволюционизма следует отнести Г. Менделя. Его работы со скрещиваниями горохов были начаты еще в 1856 г. и первоначально стимулировались растениеводческими, а не общебиологическими интересами. Однако уже вскоре после выхода «Происхождения видов», по словам его собеседника С. Ниссэ, «Мендель надеялся своими опытами заполнить некоторый пробел, который он находил в теории Дарвина. Дарвин, как сам он пишет, при высевании горохов также отметил однородность первого поколения гибридов и расщепление во втором поколении, однако не довел разрешения проблемы до конца» (Фляксбергер, 1935, стр. 18).

Остановимся далее только на тех работах, которые заложили основы дальнейшего развития экспериментального метода в эволюционной теории.

Работа Г. Дорфмейстера (Dorfmeister, 1864), возможно, была первым экспериментальным исследованием в области видообразования. Воздействием на куколок темноокрашенных бабочек Vanessa prorsa пониженными температурами были получены бабочки с рыжеватокрасной окраской, характерной для вида V. levana, а при воздействии повышенной температурой на куколок последней были получены темные формы, неотличимые от V. prorsa. Это экспериментальное взаимное превращение «видов» позволило установить явление сезонного полиморфизма, имеющего модификационную основу и регулируемого природной сменой температур. В ту эпоху подобные данные казались вескими свидетельствами прямого действия среды на процесс видообразования.

В пользу этого свидетельствовали и опыты Ф. Шюбелера (Schübeler, 1862) с посевами кукурузы и южных сортов пшеницы в Норвегии. После 2 поколений произ-

растания в более северных условиях у кукурузы и пшеницы наблюдалось сокращение длины вегетационного периода. Такое изменение в сторону скороспелости было приспособительным и казалось, что эти опыты также подтверждают механоламаркистский или, вернее, жоффруистский вариант теории эволюции.

Большую роль сыграли опыты В. И. Шманкевича (Schmankewitch, 1875). Весной 1871 г. разлив прорвал плотины лиманов близ Одессы. В лиман попало много особей Artemia salina. Соленость воды в лимане была значительно снижена. Далее до 1874 г. соленость воды возросла более чем в 3 раза, так что на дно стала осаждаться рапа. За эти годы наблюдалось изменение признаков соленоводного рачка A. salina в сторону формы, принятой в систематике раков за особый вид A. mülhauseni. Вслед за этим Шманкевич поставил опыт с содержанием таких измененных форм в опресненных условиях. Через несколько недель были отмечены изменения, направленные в сторону признаков A. salina. При дальнейшем опреснении воды в опыте были получены формы, сходные с пресноводным видом Branchipus Schaefferii (на последнем сегменте брюшка образовалась развилка, число сегментов брюшка увеличилось на один, изменились размеры тела). Наблюдения за лиманами, которые в течение нескольких лет опреснялись и превратились практически в пресноводные болотца, показали, что существовавшая там первоначально обычная A. salina вначале изменилась в сторону видов Branchipus spinosa, далее — B. ferox и, наконец — B. media.

Данные Шманкевича свидетельствовали в пользу возможности образования новых видов и даже родов путем прямого приспособления под влиянием измененной среды. Для превращения видов не нужно борьбы за существование, отбора и длинной череды поколений. Казалось, что проблема происхождения видов кардинально решается очень простыми и при этом кратковременными опытами.

Доказывая наследуемость повреждений, М. Броун-Секар (работы 1869—1882 гг.) наносил различные травмы центральным и периферическим отделам нервной системы морских свинок. В результате возникли экспериментальные заболевания (эпилепсия, частичные параличи, сухая гангрена ушей, смыкание век, патологическое поведение — отгрызание пальцев на задних ногах,

изменение формы ушей и т. п.). В потомстве травмированных животных он иногда наблюдал появление больных (например, с эпилепсией) или же дефектных (например, беспалых) особей и объяснял это наследственной передачей экспериментальных повреждений.

Прекрасным примером настоящего экспериментального дарвинизма могут служить работы Н. Ф. Леваковского (1871, 1873). Он был первым ботаником, поставившим опыты по влиянию фактора среды на формообразование растений, с тем чтобы вызвать «первичные уклонения» (1873, стр. 925), которые могут «становиться затем наследственными» (там же) и служить материалом для естественного отбора. Он изучал действие воды и света на различные ткани растений. Так, например, погружались в воду на длительные сроки отдельные побеги или целые растения с еще нераспустившимися почками Rubus fruticosus, Epilobium hirsutum и других видов. Формативное действие воды выражалось в мелколистности и изменении формы листьев в сторону чешуеобразности, возникновении на стеблях воздушных корней, изменении числа и формы устьиц и распределения их на поверхности листовой пластинки, одноклетности волосков эпидермиса, развитии хлорофилла во внешних слоях коры и т. п. Наблюдая влияние подводного образа жизни на образования губчатой паренхимы, Леваковский писал, что такие изменения могут быть подхвачены естественным отбором и использованы у таких водных растений, как Desmanthis natans, для образования поплавков. Таким образом, этот автор вызвал у растений различные морфозы и адаптивные модификации, считая, что этим моделирует самые первые шаги эволюции: если такие изменения оказываются полезными, делал он вывод, то они подхватываются естественным отбором, закрепляются наследственно и усиливаются.

Большой интерес представляет попытка экспериментального изучения борьбы за существование у растений, предпринятая Леваковским (1871, 1872) в двух работах, объединенных общим названием «К вопросу о вытеснении одних растений другими». Эта работа, видимо, была первой в мире попыткой изучения борьбы за существование с количественной стороны. Во вступлении он предлагает подразделять борьбу за существование на внутривидовую (или «состязание с подобными себе»),

межвидовую и борьбу с физическими условиями. Успех в борьбе определяется многими причинами (возможностью прорасти на уже занятом пространстве, истреблением сеянцев многими факторами, наличием минерального питания и влаги в почве, запасом пищи в семенах, климатом, числом особей того же вида, способностью семян сохранять всхожесть и т. п.). Далее Леваковский подчеркивает, что эти причины, как правило, взаимодействуют, но, например, на Крайнем Севере климат может действовать как ведущая и прямая причина, а на юге его значение становится опосредованным (через внутривидовое или межвидовое соревнование).

К раннему экспериментальному эволюционизму надо отнести и работы Гальтона (Galton, 1871б) по проверке гипотезы пангенезиса, по изучению роли наследственности и среды на близнецах (работы 1875—1876 гг.) и, наконец, по наследованию индивидуальных уклонений. Переливая кровь от черных кроликов белым и наоборот, он показал, что это воздействие не отражается на потомстве. Поэтому Гальтон не только отверг гипотезу пангенезиса (транспорт геммул с помощью тока крови), но вообще усомнился в существовании наследования приобретенных признаков. Обширные анкетные исследования близнецов убедили Гальтона в том, что наследственность оказывает на онтогенез несравненно большее влияние, чем воздействие условий среды (питания, воспитания). Все эти данные легли в основу гипотезы корневища (stirps). Согласно этой гипотезе, существует высокоустойчивый субстрат наследственности, на основе которого формируются организмы, неспособные, однако, в свою очередь изменять его. Сам Гальтон впоследствии отказался от этого вывода, сформулировав «закон регрессии».

К работам этого направления относятся также ранние исследования Вейсмана (Weismann, 1875, 1883), посвященные анализу адаптивного значения признаков, а также известные опыты по проверке возможностей наследования последствий травматических воздействий (ампутация хвостов у 22 поколений мышей).

Период раннего экспериментального эволюционизма завершается в начале 80-х годов, когда началась поляризация исследований на классический дарвинизм, неодарвинизм и неоламаркизм.

Направление раннего экспериментального эволюционизма не следует смешивать с широко известным направлением экспериментальной морфологии и эмбриологии, оформившемся в 1881 г. под руководством В. Ру, В. Гиса, Ю. Визнера и Г. Клебса. Тимирязеву (1890) казалось, что направление Ру—Клебса призвано «лепить органические формы» и является поэтому экспериментальным эволюционизмом. На самом же деле это важное направление занималось не эволюционными, а лишь онтогенетическими аспектами формообразования. Экспериментальные морфологи и эмбриологи школы Ру—Клебса правильно критиковали недостатки исторического метода, опиравшегося на описательные данные, его бездоказательность и поворот «лицом к прошлому». При этом, однако, исторический метод филогенетической школы Геккеля отождествлялся ими с историческим методом как одним из самых общих принципов биологического исследования. Совершенно отбросив исторический метод, они призывали к познанию законов онтогенеза, основываясь только на методе «каузального анализа», игнорируя историческую обусловленность самого индивидуального развития. Не случайно, что это направление впоследствии, с одной стороны, уклонилось в сторону неовиталистического истолкования сущности органической целесообразности и онтогенеза (Дриш), а с другой — слилось с механоламаркизмом.

РАЗВИТИЕ ДАРВИНИЗМА ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XIX В.

Под дарвинизмом обычно понимают эволюционное учение самого Ч. Дарвина. Однако воззрения Дарвина не оставались совершенно одинаковыми как на протяжении периода их становления до издания «Происхождения видов», так и в последующие годы. Дарвин совершенствовал и дополнял свою теорию. Находясь в центре невиданной по накалу дискуссии и полемики, подвергаясь всевозможной критике и получая массу возражений, Дарвин, естественно, изменял какие-то моменты своей первоначальной концепции. Поэтому в особом параграфе будет кратко рассмотрен вопрос об изменениях во взглядах Дарвина после 1859 г.

Дарвинизмом, кроме того, именуется движение сторонников учения Дарвина, возникшее в 60-х годах в Англии, Германии, России, США, Австрии, а затем и в ряде других стран. Вскоре уже десятки творчески работавших биологов именовали себя дарвинистами, а, по словам М. А. Мензбира (1900), «среди немецких ученых можно насчитать сотни дарвинистов» (6, стр. 1). Естественно, что даже воинствующие дарвинисты, защищавшие дарвинизм от критики, если они не были догматиками, самой логикой борьбы вынуждены были иногда модифицировать его отдельные стороны. Попытки развивать дарвинизм путем внесения в него поправок и дополнений, а также с помощью изменения принятых в исходной концепции взглядов на соотношение между факторами эволюции имели различные последствия. В одних случаях они действительно способствовали углублению дарвинизма, а в других представляли собою столь существенные отклонения от эталона, что справедливо рассматривались уже в качестве самостоятельных эволюционных

концепций или даже как антидарвинистские доктрины. Так или иначе, но расширение фронта дарвинизма привело к появлению различных модификаций строго дарвиновских построений. Учение Дарвина, «развиваясь претерпело со стороны самих последователей Дарвина модификации в разные стороны» — в такой форме подытожил этот процесс А. Н. Бекетов (1896, стр. 4).

В итоге дарвинизм превратился в некоторую совокупность несколько различающихся между собою концепций. Внутри этой совокупности более или менее четко обозначаются разновидности, в связи с чем и возникает вопрос о характеристике содержания каждой из них и об определении их границ. Вопрос о разновидностях дарвинизма является сложной, специальной, еще мало разработанной и спорной проблемой истории биологии. Он заслуживает того, чтобы ему были посвящены особые монографии. Мы же можем лишь очень кратко обосновать свою точку зрения на принципы выделения основных разновидностей дарвинизма и сжато характеризовать каждую из них.

В XIX в., как мы полагаем, сформировалось несколько разновидностей дарвинизма, каждая из которых в типичных проявлениях четко различима и определяется довольно хорошо. Существуют, однако, и концепции переходного типа, классификация которых представляет большие трудности. Рассмотрим четыре основные разновидности дарвинизма: классический дарвинизм, геккелевский дарвинизм, неодарвинизм и сегрегациоселекционизм. Они различаются между собою по толкованию относительной роли в эволюции естественного отбора на основе неопределенной наследственной изменчивости, прямого приспособления на основе наследования приобретенных признаков, различных форм изоляции и т. п., а также по пониманию характера взаимодействия между факторами эволюции.[1]

---

[1] Мысль о необходимости подразделить дарвинизм на несколько течений высказывалась и ранее. Например, в работе о развитии биологии в XIX в. О. Гертвиг (1910, стр. 22) писал о распадении дарвинизма на ряд течений, среди которых назвал собственно дарвинизм, геккелизм, вейсманизм и ультрадарвинизм (т. е. взгляды Уоллеса). По его словам, отношение к вопросу о наследовании приобретенных признаков служило границей не только между дарвинизмом и ламаркизмом, но и между тече-

§ 1. К вопросу об изменениях во взглядах Ч. Дарвина

В течение почти четверти века после публикации «Происхождения видов» Дарвин был участником развития теории эволюции, реагировал на попытки дополнить или же опровергнуть его концепцию, обсуждал затруднения, отвечал на возражения, сам вносил в нее некоторые поправки. Вопрос о том, насколько и в каком направлении сам Дарвин в 60—70-х годах изменял свою концепцию эволюции, мало и противоречиво освещен в литературе.

Начиная со второй половины 60-х годов Дарвин вносил некоторые изменения в свои первоначальные представления о соотношении между разными формами изменчивости, а также между изменчивостью и отбором. Особое воздействие на Дарвина произвели казавшиеся в те времена удачными опыты по наследованию признаков, а также, после 1867 г., — критика Ф. Дженкина, указавшего на невероятность эволюции путем накапливания отбором единичных изменений вследствие нивелирующего действия скрещивания их носителей с массой нормальных форм.

В 1868 г. в книге «Изменение животных и растений в процессе одомашнивания» Дарвин отвел две главы «прямому и определенному действию внешних условий жизни» и «упражнению и неупражнению органов». Позиция его была очень осторожной. Он подчеркивал только то, что об этих явлениях пока известно еще очень мало. Одни данные склоняли его к припятию идеи наследования приобретенных свойств. Для объяснения его механизма Дарвин разработал гипотезу пангенезиса. Другие — к тому, что «условия существования играют подчиненную роль, подобную той, какую играет искра в воспламенении груды горючего материала; характер пламени зависит при этом от горючего вещества, а не от искры» (Дарвин, 1951, т. 4, стр. 673).

Действию принципа наследования приобретенных признаков он отводил второстепенную роль. Так, например, появление шелкопрядов с искривленными, умень-

---

ниями внутри дарвинизма, так как «Геккель придавал ламарковскому фактору еще большее значение, чем Дарвин» (стр. 52), а Вейсман и Уоллес нацело отрицали его.

шенными и зачаточными крыльями Дарвин объяснял «наследственной склонностью» к таким изменениям, существующей и у всех диких родственных видов, или уродством вследствие развития куколок в стесненных условиях. «Но отчасти, — прибавляет Дарвин в конце, — это явление можно приписать продолжительному отсутствию упражнения» (там же, стр. 679).

Дарвин продолжал подчеркивать, что признает «великое могущество отбора и незначительность прямого действия измененных условий существования, вызывающего лишь общую изменчивость или пластичность организации» (там же, стр. 271).

В 1869 г. в пятое издание «Происхождения видов» Дарвин сделал следующую вставку: «Сомнительно, чтобы такие внезапные и значительные уклонения в строении как те, которые иногда попадаются у наших домашних рас, в особенности у растений, могли непрерывно размножаться в естественных условиях» (Дарвин, 1939, т. 3, стр. 300). В том же году в письме к Уоллесу он писал: «Я был слеп и думал, что единичные изменения могут гораздо чаще сохраняться, чем это мне представляется возможным или вероятным теперь» (Дарвин, 1950, стр. 217).

Таким образом, уже в работах конца 60-х годов Дарвин несколько изменил свою концепцию, отведя большую роль определенной массовой изменчивости.

В шестом, последнем, исправленном и расширенном Дарвином издании «Происхождения видов», опубликованном в начале 1872 г., была вставлена целая новая глава, посвященная подробному разбору возражений против теории естественного отбора. Разбирая возражения Бронна, он указывает на необходимость крайней осторожности в желании приписать полезность любому изменению, любому признаку, а также признает, что в прежних изданиях книги он «не оценил, насколько часты и важны видоизменения, зависящие от самопроизвольной изменчивости» (Дарвин, 1939, т. 3, стр. 428). В этом дополнении подчеркивается значение неадаптивной (разнонаправленной) изменчивости. В пятой главе, разбирая вопросы акклиматизации, коррелятивной изменчивости и компенсации роста, Дарвин много раз ставил вопрос о том, какая же из двух причин более весома — естественный отбор неопределенных изменений или прямое действие

условий через питание, воспитание, упражнение и т. п. Он писал, что не видит «возможности различить эти два явления», но тут же добавляет: «я подозреваю, что в основе все же лежит действие отбора» (там же, стр. 379). «В какой мере явление приспособления данного вида к климату зависит только от его привычек, в какой мере оно зависит от естественного отбора... и, наконец, в какой мере — от обеих причин, взятых в совокупности, — как подчеркивал Дарвин, — все это пока еще темный вопрос» (там же, стр. 374). Но наряду с такими осторожными формулировками в других местах этой главы Дарвин, обращая внимание на то, что при сходных условиях один и тот же вид имеет различные разновидности, утверждал, что «подобного рода соображения и побуждают меня придавать меньше веса действию окружающих условий, чем наклонности к изменению, которая зависит от причин, нам совершенно неизвестных» (там же, стр. 368).

Значительные изменения Дарвин внес во 2-е издание книги «Происхождение человека и половой отбор» (1874 г.). В предисловии он писал: «мои критики часто заявляют, будто я приписываю все изменения в строении тела и в духовных силах исключительно естественному отбору таких изменений, которые часто называются внезапными, тогда как еще в первом издании „Происхождения видов“ я определенно утверждал, что большое значение следует придавать наследственно передаваемым результатам упражнения и неупражнения... Некоторую долю изменчивости я приписал также прямому и продолжительному влиянию измененных условий жизни» (Дарвин, 1953, т. 5, стр. 121). Далее он еще раз подчеркнул, что «мы должны в особенности помнить, что видоизменения, приобретенные и постоянно употреблявшиеся в дело для какой-либо полезной цели в течение прошлых веков, должны были, по всей вероятности, укореняться прочно и долго передаваться по наследству» (там же, стр. 182).

В этой же книге можно найти прямые свидетельства большой чувствительности Дарвина к критике. Так, например, он пишет, что замечания К. Негели и П. Брока заставили его признать, что он придавал «в прежних изданиях моего „Происхождения видов“, вероятно, слишком много значения действию естественного отбора или пере-

живанию наиболее приспособленных особей» (Дарвин, 1953, т. 5, стр. 182).

Самым большим упущением первых изданий его основного труда Дарвин считал то, что не учел существования селективно нейтральных (бесполезных) признаков. Воздействие критики и фактическая неразработанность вопроса о соотношении разных форм изменчивости и отбора привели к тому, что к середине 70-х годов у Дарвина сохранялись сомнения даже по поводу самих основ своей теории. Это видно из следующих строк: «если я и ошибся, приписав естественному отбору большую силу, — хотя я этого не считаю, — или преувеличив его значение, что в самом деле вероятно, то по крайней мере я оказал, надеюсь, услугу тем, что способствовал ниспровержению догмата об отдельных актах творения» (там же, стр. 183). Общеизвестно его письмо 1876 г. к М. Вагнеру, в котором он назвал «наибольшей» ошибкой то, что не придавал раньше достаточного значения прямому действию условий независимо от естественного отбора. Но в 1881 г. в письме к К. Земперу он вновь на первый план выдвигает запутанность и неизученность вопроса и приходит к выводу, что в большинстве случаев внешние условия действуют «весьма непрямым путем», давая только толчок к изменчивости.

Не следует, впрочем, переоценивать колебания Дарвина. Он хорошо понимал, что причины и законы изменчивости еще почти неизвестны, следил за опытами по наследованию приобретенных признаков, и приведенные заявления следует считать не уступками Дарвина ламаркизму, а его раздумьями над явлениями, основы которых оставались в то время по существу еще совершенно неисследованными.

Подводя итоги всей своей деятельности в автобиографии, написанной в 1876—1881 гг., Дарвин подчеркивал, что «ни действие окружающих условий, ни воля организмов (особенно когда идет речь о растениях) не в состоянии объяснить бесчисленные случаи превосходной приспособленности организмов всякого рода к их образу жизни, например приспособленности дятла или древесной лягушки к лазанию по деревьям или приспособленности семян к распространению при помощи крючков или летучек» (Дарвин, 1959, т. 9, стр. 226). Их можно объяснить только действием отбора.

Словами В. Бельше (1905) можно сказать, что Дарвин «никогда не смотрел на свои воззрения, как на догму. Он понимал под дарвинизмом только программу тех работ, которые предстоят будущим естествоиспытателям» (стр. 27).

Однако по тем вопросам, которые он считал решенными, Дарвин занимал твердую позицию. Так, например, он решительно выступал против телеологических концепций эволюции и в первую очередь против принципа «стремления к совершенству», выдвинутого Ламарком и подхваченного первыми критиками дарвинизма (А. Кёлликер и С. Майварт). Без оговорок и колебаний отстаивал он преимущество теории естественного отбора перед сальтационистскими учениями, допускавшими появление новых видов, новых систем адаптаций, новых органов и типов организации в результате внезапного скачка: «Допустить все это, мне кажется, — значило бы перейти в область чудесного, покинув область науки» (Дарвин, 1939, т. 3, стр. 458).

В заключение необходимо подчеркнуть, что и после 20 лет работы Дарвин все же счел необходимым сохранить в неприкосновенности основу основ своей теории — учение о ведущей роли естественного отбора в эволюции. Гениальность Дарвина состояла в том, что, разработав теорию естественного отбора, он не сделал ложного шага, связав ее с какой-либо из существовавших в те времена спекулятивных гипотез о природе и причинах наследственной изменчивости. Ф. Энгельс отмечал, что одним из решающих условий, позволивших Дарвину создать теорию естественного отбора, было то, что он сумел отвлечься от анализа причин изменчивости и главное внимание сосредоточил на выяснении механизмов процесса постепенного распространения индивидуальных изменений и превращения их в признаки расы, разновидности и вида. «Для Дарвина дело идет прежде всего не столько о том, чтобы найти эти причины, — они до сих пор частью совсем неизвестны, частью же могут быть указаны лишь в самых общих чертах, — сколько о том, чтобы найти ту рациональную форму, в которой их результаты закрепляются, приобретают прочное значение». (Маркс и Энгельс, Соч., т. 20, стр. 70). В самом деле, если бы Дарвин включил в состав основного ядра своего учения какую-либо из современных ему догадок о сущности

наследственной изменчивости, скажем, например, свою же собственную гипотезу пангенезиса, то это лишило бы строгого научного фундамента всю его концепцию причин эволюции, неизбежно превратило бы всю его теорию в сооружение сугубо временное, которое не смогло бы устоять сколько-нибудь продолжительное время и исчезло бы из науки вместе со многими другими, давно забытыми спекулятивными гипотезами.

Дарвин был осторожен и объективен, но неправильно утверждать, что «при чтении Дарвина, так же как при чтении Шекспира или библии, можно найти доводы в поддержку почти любой точки зрения, стоит только сосредоточить свое внимание на отдельных высказываниях и идеях, забыв о целом» (Allen, 1968, стр. 113). Из изложенного выше следует, что Г. Аллен неправ, утверждая также, «что в промежутке между первым и шестым изданиями „Происхождения видов" Дарвин все больше склонялся к идеям Ламарка» (там же, стр. 121).

В шестом издании «Происхождения видов», как и в первом, Дарвин исходил из того, что все проявления органической целесообразности, единство и прерывистость форм, видообразование и совершенствование организации живого могут быть научно объяснены только на основе теории естественного отбора, а гипотезы Ламарка о «стремлении к совершенствованию», о приспособлении благодаря «хотению» и прямому действию среды он оценивал отрицательно. Неправильно также и мнение о том, что «Дарвин во всех своих произведениях и письмах, в которых он касается Ламарка, всегда очень враждебно относится к последнему и к его учению» (Лесгафт, 1912, стр. 9). Отрицательное отношение к учению Ламарка нельзя, разумеется, отождествлять с враждебностью. Открыв строго научные причины эволюции, Дарвин имел право остро критиковать Ламарка, что он и делал еще в процессе разработки своей теории: «Да сохранит небо от ламаркова нелепого „стремления к прогрессу", „приспособления, вследствие длительного стремления животных" и пр.» (Дарвин, 1950, стр. 30). В 1863 г., возражая Ч. Ляйелю, который рассматривал взгляды Дарвина как видоизменение идей Ламарка, Дарвин писал, что общее между учением Ламарка и его учением состоит только в признании идеи эволюции — все же, что касается объяснения ее причин, — совершенно различно,

То, что отношение Дарвина к учению Ламарка не было враждебным, доказывается тоном отзыва о нем, написанного в «Историческом очерке». Дарвин подчеркивал, что Ламарку «принадлежит великая заслуга», заключающаяся в том, что «он первый остановил всеобщее внимание на вероятности предположения, что все изменения в органическом мире, как и в неорганическом, происходили на основании законов [природы], а не вследствие вмешательства чуда» (Дарвин, 1939, т. 3, стр. 262). Дарвин не упомянул о том, что на самом деле в течение полувека Ламарк был почти забыт и о нем вспомнили только в связи и в свете открытий Дарвина. Обошел молчанием он и вопрос о своем отношении к постулированным Ламарком причинам эволюции, которые, как известно, в решающем пункте (объяснение прогресса) включали и «вмешательство чуда» (независимое от влияния внешней среды действие созданного творцом закона стремления к усложнению организации).

Итак, нет решительно никаких фактов ни для утверждения, что Дарвин отступал к Ламарку, ни для доводов в пользу его враждебности к Ламарку. Во введении к 6-му изданию «Происхождения видов» Дарвин писал, что «натуралисты постоянно ссылаются на [влияние] внешних условий, каковы климат, пища и т. д., как на единственную возможную причину изменений. В известном, ограниченном смысле это может быть и верно, но было бы нелепо приписывать одному [влиянию] внешних условий организацию, например, дятла с его ногами, хвостом, клювом и языком, так поразительно приспособленными к ловле насекомых под корою деревьев» (Дарвин, 1939, т. 3, стр. 271). «Я убежден, что Естественный отбор был самым важным, но не исключительным фактором» (там же, стр. 273) видообразования.

Нет ни малейших оснований к тому, чтобы это отчетливо сформулированное твердое убеждение Дарвина считать неокончательным.

Некоторые критики Дарвина приписывают ему «чрезвычайную непоследовательность, доходящую до полной беспринципности» (Любищев, 1925а, стр. 145). Такие нападки на Дарвина совершенно необоснованны. В отличие от многих своих критиков он был не фанатиком, верующим в раз и навсегда установленную догму, а широко мыслящим и осторожным исследователем. Дарвин

ясно понимал, что открытая им область знания, связанная с изучением причин и законов органической эволюции, еще очень молода, и уже твердо известное окружено громадой еще непознанного. Поэтому-то его формулировки часто и были неопределенными. Но гений Дарвина позволил ему с удивительной последовательностью защищать главное свое детище — теорию естественного отбора.

§ 2. Классический дарвинизм

К этой основной разновидности дарвинизма следует отнести теорию эволюции, сформулированную в 1859 г., а затем детализированную и отшлифованную самим Дарвином, а также взгляды его наиболее ортодоксальных сторонников. Самыми существенными чертами классического дарвинизма являются: а) признание неопределенной наследственной изменчивости как основного сырого материала эволюции, а также допущение наследования приобретенных признаков в качестве подчиненного фактора; б) признание естественного отбора на основе борьбы за существование главной причиной эволюции, основным законом адаптациогенеза, видообразования и усовершенствования организации (прогресса); в) представление о ведущем значении в эволюции биотических взаимодействий (противоречий живого с живым) и особенно соревнования (конкуренции или состязания по степени приспособленности) между близкими формами.

Как и в любой нормально развивающейся научной школе среди дарвинистов этого направления не было полного согласия по всем вопросам. Даже такие наиболее правоверные дарвинисты, как Гексли, Тимирязев и Уоллес, по ряду вопросов расходились с Дарвином. Например, Гексли считал, что Дарвин создал себе ненужную трудность, принимая без оговорок принцип «Natura non facit saltum». Тимирязев резко критиковал гипотезу пангенезиса Дарвина, а также понятие борьбы за существование: «в течение двадцати лет я излагал его учение, не обмолвившись этим несчастным выражением „борьба за существование“» («Памяти Дарвина», 1910, стр. 31). Свое отрицательное отношение к понятию «борьба за существование» он продолжал подчеркивать и позднее (Тимирязев, 1922, стр. 157). Уоллес (1911) считал ошибоч-

ным выделение Дарвином полового отбора в качестве особого от естественного отбора фактора эволюции: «я совершенно не могу следовать за Дарвином» (стр. 316) в этом вопросе.

Тем не менее все названные выше ученые по основному пункту дарвинизма — представлению о ведущей роли естественного отбора в эволюции — полностью поддерживали позицию самого Дарвина.

Доктрины классического дарвинизма придерживались биологи разных складов и стилей работы. Сама логика исследований заставила одних из них накапливать новые факты и частные обобщения, подкрепляющие и дополняющие фундамент дарвинизма — учение о естественном отборе. Таким, например, был Уоллес. Другие, исходя из положений классического дарвинизма, исследовали сам процесс эволюции и открыли новые важные его закономерности (например, В. О. Ковалевский, Л. Вюртенбергер). Третьи занимались пропагандой и защитой дарвинизма. Наиболее яркими представителями этой группы дарвинистов были Гексли и Тимирязев. Четвертые стремились исправить и дополнить отдельные стороны учения Дарвина, сохраняя, однако, нерушимыми сформулированные выше главные принципы классического дарвинизма. Представителем этой наиболее критической струи в рамках классического дарвинизма был Мечников. Трудам большинства из упомянутых нами дарвинистов посвящены десятки, если не сотни работ.

Мы можем в этой и в следующей главах осветить лишь самое существенное в их деятельности.

А. Уоллес должен быть поставлен первым в шеренге дарвинистов второй половины прошлого века, которые содействовали развитию тех или иных сторон дарвиновского понимания факторов и причин эволюции.

Особенно велики заслуги Уоллеса в лучшем обосновании теории естественного отбора и ее защите от критики со стороны неоламаркистов. Он понял, что для доказательства селекционного происхождения адаптаций самыми лучшими являются данные об эволюции пассивных приспособлений, т. е. таких структур, полезность которых связана с самим их наличием. К таким приспособлениям относятся прежде всего окраски, всякие защитные образования, вроде хитиновых роговых, костных,

известковых и т. п. панцирей, скорлуп, раковин, игл, шипов и др., разнообразные защитные приспособления семян и плодов, а также приспособления к их распространению (планирующие, винтокрылые, саморазбрасывающиеся, «перекати-поле» и т. п.). Эволюция всех этих образований не может быть объяснена с механоламаркистских позиций, так как факторы, формирующие их, в принципе не имеют отношения к факторам, обуславливающим (и контролирующим) их полезное значение. Не случайно поэтому вся совокупность данных об эволюции пассивных адаптаций и особенно защитных окрасок превратилась в один из главных оплотов дарвинизма.

Факты из области защитных адаптаций, особенно у насекомых, в первую очередь благодаря исследованиям Уоллеса и Бейтса, а также Ф. Мюллера и других, еще при жизни Дарвина вошли в состав главных аргументов в пользу теории естественного отбора.

В 1870 г. в книге «Естественный отбор» (русский перевод: 1876 г.) Уоллес впервые обобщает большой материал, свидетельствующий в пользу эволюции окрасок и украшений путем естественного отбора. В 1889 г. Уоллес публикует монографию «Дарвинизм» (русский перевод: 1898 и 1911 гг.), посвященную изложению теории естественного отбора, в том ее виде, который она приняла через 30 лет после выхода «Происхождения видов». В ней критически обсуждаются различные затруднения и возражения, а также дополнения, среди которых ведущее положение заняли материалы, посвященные происхождению и эволюции различных видов окрасок (главным образом покровительственной и лжепредупреждающей).

Уоллес и другие авторы с позиций теории естественного отбора исследовали давно известное явление *покровительственной окраски*. Например, на о. Борнео Уоллес описал насекомое из листокрылых (Cerоxylus laceratus), покрытое листовидными наростами зеленого цвета с оливковым оттенком, которые делали его почти неотличимым от сучка, обросшего мхом. Уоллес много наблюдал за окрасками птиц. В частности, он сделал интересное обобщение относительно зависимости между характером окраски птиц и конструкцией гнезд. Самки, высиживающие яйца в открытых гнездах, всегда имеют маскирующую окраску, а сидящие в закрытых или в защищенных гнездах, напротив — имеют пестрое и яркое оперение.

В ряде случаев Уоллес широко обобщил данные, которые ранее фигурировали в качестве частных случаев. Так, например, он доказал, что малочисленность видов, защищенных лжепредупреждающим комплексом адаптаций (форма тела и крыльев, окраска и поведение), присуща не только бабочкам из рода Leptalis (как это было установлено Бейтсом), но и вообще всем видам животных, чье существование связано с подражанием несъедобным живым моделям. Малочисленность таких видов оказалась связанной с тем, что именно она обеспечивает редкость атак со стороны хищников (птиц, ящериц и т. п.), так как частота атак прямо зависит от соотношения между численностями несъедобного вида (модель) и подражающего ему съедобного вида (имитатор). Сходство с моделью становится эффективным, если численность имитатора невелика и является такой малой примесью к популяциям модели, что насекомоядные птицы или другие хищники после пробных атак, как правило, захватывают только несъедобные формы, отвергают их и после этого более или менее стойко и надолго отказываются от нападений не только на типичных особей, принадлежащих к виду, — модели, но и на всех достаточно внешне сходных с ними.

Уоллес исследовал немало примеров возникновения лжепредупреждающей окраски в качестве «вывески несъедобности» и создал целую новую главу теории естественного отбора, которая не перестает разрабатываться и в настоящее время.

С середины 70-х годов Уоллес начал критически оценивать учение Дарвина *о половом отборе*. Представление Дарвина о половом отборе возникло из необходимости объяснить эволюцию особенностей окраски и различных украшений у самцов птиц и других животных, которые не могут быть признаны полезными и поэтому к ним неприменима обычная теория естественного отбора. Дарвин считал, что самки обладают некоторым эстетическим чувством и избирают наиболее привлекательных самцов. В результате такого полового подбора и происходит эволюция украшений самцов до таких удивительных форм, как у павлина и фазана-аргуса.

Отрицая существование полового отбора, Уоллес исходил из того, что яркие окраски возникают у особей обоих полов как побочный результат естественного отбора

на повышение силы и здоровья животных. В дальнейшем же только у самок происходит вторичный процесс естественного отбора на покровительственную окраску. Далее Уоллес развивал мысль о том, что если и можно допустить существование полового отбора, то надо признать, что нужды обычного отбора всегда способны подавить действие «отбора на красоту».

Анализируя окраску перьев у колибри, Уоллес доказывал, что ее яркость и разнообразие связаны с большим запасом силы и энергии. Ему возражали, указывая, что не менее энергичны и сильны в полете, скажем, стрижи и ласточки, но у них нет и похожего на колибри развития окрасок. Огромные пучки перьев у райских птиц Уоллес рассматривал не как украшения, связанные с брачными играми, а как образования, возникшие в связи с активной функцией нервов, кровеносных сосудов и мышц, обеспечивающей движения крыльев при полете. Оппоненты обращали внимание на то, что расположение перьев, нервов, сосудов и мышц у всех птиц сходно, и такую гипертрофию перьев, как у райских птиц, следовало бы ожидать по крайней мере у всех хороших летунов.

Полемика вокруг теории полового отбора длилась долго, продолжаясь на новом материале и с помощью новых методик и в наши дни. Многие аргументы Уоллеса, направленные на критику полового отбора и на противопоставление этой теории учению о естественном отборе, оказались ошибочными.

Начиная с середины 80-х годов Уоллес начинает выступать против гипотезы наследования приобретенных признаков и переходит на позиции неодарвинизма. Этот шаг был естественным продолжением его борьбы с механоламаркизмом. Он был сделан под влиянием опытов Гальтона по проверке гипотезы пангенезиса, но особенно большое воздействие на него оказали выступления Вейсмана.

В заключение приведем следующие прекрасные слова Мензбира (1900) об Уоллесе: «Я не знаю другого примера такой величайшей скромности в ученом, который, открыв некоторые из основных законов природы, предоставляет их разработку своему сотоварищу, признавая его лучше одаренным для этой работы» (№ 1, стр. 64). Возможно, что именно это качество Уоллеса позволило

ему столь последовательно защищать и разрабатывать далее основы дарвинизма. Несмотря на крупные изъяны в мировоззрении (отрыв человека от животных, «экскурсы» в спиритизм), Уоллес до конца своих дней отстаивал последовательно материалистические взгляды на причины и закономерности органической эволюции.

Выше уже подчеркивалось, что одной из капитальных заслуг Т. Гексли в развитии теории эволюции является его выступление в пользу животного происхождения человека (1863 г.), сделанное им за несколько лет до выступления Дарвина (1871 г.).

В толковании значения дарвинизма для утверждения идеи эволюции Гексли занимал не геккелевскую, а скорее тимирязевскую позицию, так как считал, что эволюционная идея победила и стала научной теорией только после того, как приняла форму дарвинизма. Он писал (1927): «либо гипотеза Дарвина, либо ничто; нам остается либо принять его взгляды, либо взирать на всю природу, как на загадку, смысл которой совершенно скрыт от нас» (стр. 150). Насколько этот тезис отличался от того, что утверждал Геккель (Haeckel, 1866), видно из следующего: «Если заслугой Ламарка всегда будет то, что он первый научно обосновал эволюционное учение как самостоятельную теорию, и Дарвину это нельзя приписать в качестве значительной заслуги, так как те же идеи широко и многосторонне развивались еще в первой половине столетия, то громадная и поистине бессмертная заслуга Дарвина состояла в том, что он первый дал эволюционной теории причинную, т. е. непоколебимую механическую основу» (стр. 167).

Развивая свою точку зрения на значение теории Дарвина, Гексли ведет как бы прямую дискуссию с Геккелем: «Кроме теории Дарвина неизвестно иного рационального представления или теории об органической природе, которая имела какое-либо научное значение» (Гексли, 1927, стр. 149).

Гексли не был склонен переоценивать научные возможности дарвинизма, но зато в его взглядах на будущее этой теории не содержалось и тени того агностицизма и скептицизма, которые, как известно, были свойственны его общефилософским высказываниям: «Хотя гипотеза Дарвина не устраняет вполне всех испытываемых нами в настоящее время затруднений, однако мы не имеем

ни малейшего права утверждать, что она не сделает этого в будущем» (там же, стр. 148).

К числу заслуг Гексли перед дарвинизмом следует отнести не только борьбу с противниками и пропаганду учения, не только применение идеи развития в специальных исследованиях, но и попытку развить отдельные его положения. Примером может служить предложенное Гексли понятие о *персистировании*. Оно было существенным вкладом в дарвиновское понимание закономерностей эволюции и отвечало палеонтологическим фактам. Под персистированием Гексли понимал стабилизацию того или иного комплекса признаков. Можно наблюдать персистирование признаков таксонов высокого ранга, таких как типы и классы, или же только видов.

Явление персистирования, выражающее крайнее проявление закона неравномерности темпов эволюции и возможность ее остановки в том или ином направлении у той или иной группы, подметил сам Дарвин, но не зафиксировал его в специальном понятии. Он указывал, например, что некоторые плеченогие остались мало измененными со времени отдаленных геологических эпох, что «многие виды после своего образования не подвергаются дальнейшему изменению... и периоды, в течение которых виды подвергаются изменениям..., вероятно, были очень коротки по сравнению с периодами, в течение которых виды сохраняли одну и ту же форму» (Дарвин, 1939, т. 3, стр. 647).

Как видно, Дарвин совершенно четко формулировал свою точку зрения на явление персистирования. Он решительно признавал его как для крупных таксонов, так и для видов. Вызывает удивление поэтому утверждение о том, что концепция персистирования «находилась в явном противоречии с учением Дарвина» (Давиташвили, 1956, стр. 54). На самом деле в противоречии с основами учения Дарвина находится не представление о персистировании групп, а ламаркистское в своей основе убеждение о стремлении всех групп к обязательному изменению. Если эволюция осуществляется естественным отбором, то неизбежно возникают такие адаптивные формы или отдельные системы признаков, ценность которых оказывается высокой во многих условиях и длительное время. Такие формы могут неопределенно долго поддерживаться отбором, т. е. персистировать. Реальность

поддерживающего и нормализующего отбора доказана экспериментально. Подтверждается она, вопреки мнению Давиташвили, и палеонтологическими данными.

Следует только уточнить один момент. Когда Гексли упоминал о персистировании какого-либо типа или класса, он имел в виду прекращение эволюции только на уровне данного таксона, а не остановку эволюции всех входящих в их состав таксонов низшего ранга. Иначе говоря, Гексли попросту констатировал отсутствие новообразования новых типов и классов и сохранение (поддержание) комплекса признаков, характеризующих данный персистировавший таксон. В действительности эволюционный процесс основан не на сплошных преобразованиях и изменениях (как того требуют вульгарные эволюционисты), а включает удержание «изобретений», если они оказываются эффективными в широком спектре условий, и их упрочение. В ходе эволюции было сделано множество такого рода «универсальных изобретений» еще на молекулярном и клеточном уровнях организации, и с древнейших времен отбор работает на их упрочение и на поддержание их в неизменном состоянии.

В итоге следует еще раз подчеркнуть, что введение понятия о персистировании явилось уточнением существенных идей дарвиновского истолкования эволюции как единства изменяемости и устойчивости, т. е. было вкладом в развитие объективной диалектико-материалистической концепции развития.

К дарвинистам классического направления принадлежал палеозоолог Л. Вюртенбергер. В специальной статье (Würtenberger, 1873) он приводит геологические доказательства в пользу теории Дарвина. Располагая большими сериями раковин аммонитов (тысячи экземпляров), Вюртенбергер описал много случаев, убедительно свидетельствующих в пользу постепенности переходов не только в пределах семейства, но и от одного семейства к другому (например, от Planulata к Armata), и установил, что древние признаки, характерные для аммонитов из нижних слоев, у взрослых форм из геологически более молодых слоев удерживаются только в центральной части раковины, там, где расположены первые витки спирали, отложенные моллюском в самом молодом возрасте. Далее же виток за витком древние признаки уступают место признакам, характерным для взрослых

аммонитов из более верхних слоев. Отсюда автор делает вывод, что новые признаки приобретаются организмами не в процессе онтогенеза (как это полагал Мюллер), а во взрослом состоянии. Возникнув, эти новообразования наследуются так, что в онтогенезе потомка они воспроизводятся только в самом конце морфогенеза.

Эти данные явились серьезным свидетельством в пользу реальности эволюции путем надставок стадий и рекапитуляций в смысле Геккеля. Таким образом, материалы Вюртенбергера не только свидетельствовали в пользу существования эволюции как факта, но служили доказательством в пользу того, что эволюция подчиняется «биогенетическому закону». Не ограничиваясь этим, Вюртенбергер искал данные, которые подтверждали бы теорию эволюции путем естественного отбора. Так, например, описав филогенетический процесс распрямления спиралевидно закрученной раковины у игольчатых аммонитов, он толковал его как адаптацию и объяснял действием отбора.

В «Этюдах по филогении аммонитов» (Würtenberger, 1880) вновь приводятся доказательства в пользу теории Дарвина и в пользу биогенетического закона. В этой работе доказывается монофилетическое происхождение аммонитов, существование длительно дивергировавших стволов, постепенный характер эволюции, идущей путем наследования мелких изменений у взрослых форм. Особенностью этой работы была попытка обосновать мысль, что чем полнее палеонтологи изучают ряды форм аммонитов, тем все менее возможным становится разграничение видов. Все роды и виды переходят друг в друга настолько незаметно, что невозможно точно указать, где начинается новый вид и где исчезает старый. Отсюда Вюртенбергер и пришел к неправильному утверждению, что с полнотою изучения «вид теряет всякую естественную почву» и исчезает. Таким был его путь к вульгарно-эволюционистскому утверждению, что видов реально не существует. Более подробно о причинах развития этой концепции во второй половине прошлого века сказано в нашей книге о виде (Завадский, 1968).

§ 8. Геккелевский дарвинизм

Второй разновидностью дарвинизма является воззрение, согласно которому прямое приспособление как механизм эволюции может действовать наряду с естественным отбором, а иногда по своему значению и приравниваться к нему. Это уже некоторое сочетание позиции классического дарвинизма с ламаркизмом, связанное с принижением, а иногда и отрицанием творческой и ведущей роли естественного отбора в эволюции.

Наиболее типичными представителями этой разновидности дарвинизма были Геккель и Неймайр. Вслед за рядом авторов (Вагнер, 1911; О. Гертвиг, 1910; Некрасов, 1926) это направление можно назвать «геккелевским дарвинизмом». Взгляды некоторых эволюционистов имели промежуточный характер и должны быть расположены где-то между классическим и геккелевским дарвинизмом. Примером их могут служить взгляды Бекетова. Геккелевский дарвинизм, который можно было бы назвать *ламарко-дарвинизмом*, примыкает к позиции Спенсера, признававшего естественный отбор, но подчеркивавшего его недостаточность. Взгляды Спенсера обычно именуют механоламаркизмом (см. главу 6, § 3), но близость взглядов Геккеля и Спенсера на причины эволюции, вероятно, столь велика, что их можно объединить в одно направление ламарко-дарвинизма. Такая группировка, разумеется, нарушает традиционное противопоставление Геккеля как воинствующего дарвиниста Спенсеру как основателю механоламаркизма. Доказать ее правомерность можно только специальным исследованием. В настоящей работе мы лишены возможности подробно останавливаться на анализе взглядов отдельных ученых.

В долгой и упорной полемике, которая шла вокруг дарвинизма, Геккель всегда занимал определенную позицию его активной защиты. Его справедливо считают выдающимся борцом за дарвинизм. В дарвинизме Геккель ценил, как он писал, «механистическое» (т. е. материалистическое) решение великих загадок — причин органической целесообразности, единства и многообразия форм органической жизни и особенно — доказательства факта развития живой природы.

Заслугой Геккеля является его борьба против телеологических теорий эволюции, против объяснений эволюции с помощью догматов «филетической жизненной силы», «действия целесообразного плана» и т. п. В этой борьбе он проявил себя как воинствующий материалист, защищавший дарвиновские основы теории эволюции: «эти догматы стали совершенно излишними и оказались превзойденными теорией естественного отбора; эта теория окончательно разрешила загадку ... целесообразного устройства организмов» (Haeckel, 1894, стр. 15, 16). Развивая учение Дарвина, Геккель начинает разрабатывать учение о «дистелеологии», включающее данные о моментах нецелесообразности, которые свидетельствуют в пользу теории эволюции путем естественного отбора и против телеологических гипотез. Начиная с ранних работ в ряде случаев Геккель утверждал, что как прогресс в совершенствовании индивида, так и эволюция в сторону регресса «обусловлены естественным отбором в борьбе за существование и целиком могут быть объяснены только теорией естественного отбора» (Haeckel, 1866, стр. 263). Однако в работах Геккеля можно встретить и иные положения. Особенности «геккелевского дарвинизма» состоят прежде всего в том, что, высказывая собственные взгляды на причины эволюции, Геккель значительно уклонялся от классического образца. Кроме того, приемы рассуждений Геккеля были недалеки от приемов немецких натурфилософов, в то время как Дарвин и многие другие дарвинисты были значительно более строги к методам доказательства научных гипотез. Наконец, главные интересы Геккеля как биолога лежали в области большой филогении. Его не привлекало тщательное изучение микропроцессов, без которого, как показала история науки, не могла бы быть построена научная теория эволюции. Увлечение биологов идеями филогенетического направления привело к значительному распространению и геккелевской разновидности дарвинизма. Поэтому она и заслуживает специального рассмотрения.

Рассмотрим подробнее взгляды Геккеля на соотношение наследственности, приспособления и отбора. Еще в 1866 г. он отмечал (Haeckel, 1866), что наследственность и приспособление являются факторами отбора и что «причинное обоснование эволюционной теории дано в учении Дарвина об отборе» (стр. 290). Этих взглядов

он придерживался и много позднее (Haeckel, 1902). Однако вопрос о главных факторах отбора Геккель толковал отнюдь не по Дарвину. Как правильно обратил на это внимание Некрасов (1926), «вместо изменчивости он предпочитал употреблять слово „приспособление", где смешивал вместе и изменчивость с ее причинами и следствиями, и результат действия отбора» (стр. 118). Такое отсутствие строгости в употреблении научных терминов, имеющих фундаментальное теоретическое значение, привело к неожиданным и далеко идущим последствиям. Наряду с толкованием наследственности и приспособления (т. е. изменчивости) как факторов отбора начиная с того же 1866 г. Геккель развивал представление о «прогрессивной наследственности». Этим термином ученый обозначил передачу потомству признаков, приобретенных организмом в течение его жизни. На протяжении десятилетий он (Haeckel, 1902) считал ее «законом, имеющим основополагающее значение для эволюционной теории» (стр. 191). Этот закон Геккель (Haeckel, 1866) формулировал следующим образом: «Все признаки, которые организм приобрел путем приспособления во время своей жизни и которыми не обладали его предки, при благоприятных обстоятельствах могут передаваться потомкам» (стр. 186). Эволюционный процесс по существу здесь сводится к прямому приспособлению и логически исключает необходимость естественного отбора. Таким образом, во взглядах Геккеля механически соединялись идея эволюции на основе отбора с идеей эволюции на основе прямого приспособления. Отождествляя понятия «прогрессивная наследственность», «приспособление» и «изменчивость», он внес большую путаницу в эволюционную теорию.

Смешение понятий имело место и в предложенном Геккелем «законе борьбы наследственности и приспособления». В этом случае речь шла уже не о «прогрессивной», а о «консервативной наследственности», под которой Геккель (Haeckel, 1902) понимал сохранение «уже ранее унаследованных признаков» (стр. 180). Иначе говоря, движущую силу эволюции Геккель сводил в этом случае к борьбе между «консервативной» и «прогрессивной» наследственностью. Еще в 70-х годах Энгельс отметил, что «геккелевские приспособление и наследственность могут обеспечить весь процесс развития, не нуж-

даясь в отборе и мальтузианстве» (Маркс и Энгельс, Соч., т. 20, стр. 621).

Действительно, «закон борьбы наследственности и приспособления» позволяет толковать эволюцию, не прибегая к принципу отбора. Исходя из общефилософских принципов, этот «закон» несомненно должен быть оценен как материалистическая гипотеза, как поиск материальных противоречий, лежащих в основе эволюционного процесса и обеспечивающих борьбу старого и нового. Однако, как теперь известно, эта гипотеза Геккеля оказалась ошибочным натурфилософским обобщением. Источник эволюционного процесса, как оказалось, не лежит в противоречиях, присущих организму и онтогенезу, а приурочен к более высокому — популяционному уровню организации живого. Открыв принцип селекции, Дарвин подошел к необходимости существования надорганизменных живых систем, но общий уровень науки того времени не позволил ему сформулировать положение о том, что элементарной единицей эволюции является не организм, а местная популяция, т. е. некоторое множество организмов, способное быть полем деятельности естественного отбора. Для Геккеля же проблемы эволюции представали главным образом как проблемы отношения организма и среды, онтогенеза и филогенеза. Он не видел ошибки в сведении эволюционных закономерностей к физиологическим противоречиям, развертывающимся в процессах онтогенеза.

Делая уступки ламаркизму, Геккель не случайно становился на позиции вульгарного эволюционизма и отвергал реальность вида, считая, что в природе все виды — это «плохие виды», так как связаны между собою переходными формами. Как и Ламарк, Геккель (Haeckel, 1898) писал, что «хорошими виды являются только тогда, когда мы их плохо знаем» (стр. 772; см. также: Haeckel, 1866, стр. 360).

Особенности эволюционных представлений Геккеля удачно охарактеризовал И. М. Поляков (1941): «Геккель присоединяется к дарвиновскому учению о естественном отборе. Он особенно подчеркивает огромное значение этой теории для научного объяснения органической целесообразности, для ниспровержения телеологического идеалистического мировоззрения. Нужно сказать, однако, что Геккель пытался соединить с принципами дарвинизма

и некоторые воззрения, исходящие из Ламарка (представление о «самоприспособлении» организмов без отбора), и в этом отношении он допустил ряд ошибок» (стр. 371, 372).

Было бы, однако, ошибочно трактовать эволюционные взгляды Геккеля как простой отход от дарвинизма к механоламаркизму. Наряду с попытками заменить закон отбора законом борьбы наследственности и приспособления у Геккеля можно найти и правильные утверждения, что теория естественного отбора Дарвина заполнила пробел, оставшийся в учении Ламарка, по вопросу о взаимодействии наследственности и приспособления. Это взаимодействие осуществляется не само по себе (на чем настаивал Геккель в других высказываниях), а только через процесс естественного отбора.

Поглощенный изучением картины эволюции, описанием процесса филогенеза, Геккель как исследователь не занимался изучением причин эволюции и выступал по этим вопросам скорее как публицист-теоретик. В 90-х годах Геккель все больше подчеркивал значение «функциональных приспособлений» в смысле В. Ру, поддерживал его точку зрения на прямую причинную связь между целесообразным устройством костей и мышц, желез и кровеносных сосудов и воздействием на них функциональных раздражений через питание тканей и через функцию органов, настаивал на том, что видообразование может быть объяснено взаимодействием функциональных приспособлений с прогрессивной наследственностью и вместе с тем критиковал Ру за то, что он «в последнее время резко перешел на точку зрения Вейсмана» (Haeckel, 1898).

Позиция Геккеля в самом конце века может быть охарактеризована весьма примечательным отрывком из его речи о происхождении человека, произнесенной на 4-м международном конгрессе зоологов в 1898 г. Геккель (1919) писал, что Спенсер «принадлежит также к тем эволюционистам, которые справедливо придавали наибольшую важность... многоспорному „унаследованию приобретенных особенностей“. Как я сам, так и Спенсер с самого начала решительнейшим образом оспаривали теорию зародышевой плазмы Вейсмана, которая отрицает этот важнейший факт филогенеза и желает объяснить последний исключительно „всемогуществом отбора“. Я разделяю убеждение Спенсера, что прогрессивное

унаследование есть „необходимый фактор монистического учения о развитии и один из важнейших его элементов". Если отрицают последнее вместе с Вейсманом, тогда устремляются в мистицизм» (стр. 30, 31).

Таким образом, в конце века Геккель хотя и защищал дарвинизм, но лишь как общую идею эволюции, а принцип естественного отбора им не защищался, а по существу подвергался критике.

Многие выдающиеся русские и советские дарвинисты критиковали эволюционные воззрения Геккеля.

Мечников впервые познакомил русских читателей с «Всеобщей морфологией» Геккеля. В 1869 г. он опубликовал своеобразный конспект этого большого труда (Мечников, 1960, т. 4, стр. 21—107). Оригинальность этого пересказа заключалась в том, что часто от простого изложения Мечников переходил к критическим замечаниям. Так, уже в предисловии он упрекает Геккеля «за излишнее пристрастие к научным терминам» (там же, стр. 24). Другие его критические замечания были направлены против «сильных натяжек» и «крайней провизорности» некоторых обобщений Геккеля. Однако Мечников поддерживает Геккеля во всех тех пунктах, где им пересказываются основы дарвинизма.

В более поздних работах Мечников начал резкую полемику с Геккелем вокруг вопросов, связанных с «теорией гастреи». В этой полемике обнаружилось, что Мечников был ученым совершенно иного склада, чем Геккель. Для Мечникова блестящая форма, широта и внутренняя логичность обобщения имели гораздо меньшую ценность, чем доказательства, собранные для ее подтверждения. Поэтому-то он был так придирчиво критичен и к ряду положений учения Дарвина. Стиль же работы Геккеля ему явно претил: «в своей „Естественной истории мироздания" Геккель придал дарвинизму такой вид, в котором теория эта могла бы быть всего лучше понята неспециалистами, тем более что он облек ее в форму натурфилософской системы», в которой научные истины он так сочетал со смелыми гипотезами и фантазиями, что «потерял представление об основном отличии между теми и другими» (там же, стр. 321).

Критикуя теорию гастреи, Мечников писал, что такое крупное обобщение, на которое не решится осторожный ученый, «делается менее осторожным дилетантом, и та-

ким образом получаются всеобъемлющие, иногда даже изящные теории, которым недостает только одного — прочности. В настоящем случае эту роль дилетанта выполнил Геккель» (там же, стр. 323). И, наконец, в заключение своего резко отрицательного отзыва о стиле работы Геккеля Мечников писал, что «если бы Геккель не выходил из затруднений путем произвольных выводов, держался бы более положительного метода и основывал свои теории на почве самостоятельных исследований, то он подобно А. О. Ковалевскому и другим наблюдателям в области сравнительной эмбриологии не выступил бы так поспешно с готовой всеобъемлющей теорией, а употребил бы все усилия для того, чтобы предварительно упрочить научный фундамент ее» (там же, стр. 326).

Неправильно было бы усматривать в этой позиции Мечникова проявление какой-то его эмпирической ограниченности и недооценки им значения теории в развитии науки. Тем более неприемлемо утверждение А. Е. Гайсиновича и В. А. Догеля, что Мечников критиковал Геккеля с позитивистских позиций «механистического миросозерцания».[2]

Мензбир (1900) подчеркивал, что Геккель испытал огромное влияние со стороны идей немецких натурфилософов. Именно в этом и заключалась причина того, что обобщения Геккеля «становились все поверхностнее и поверхностнее» (№ 6, стр. 4) и вместо развития дарвинизма вылились в «переодетую натурфилософию..., которую можно назвать геккелизмом» (там же). Вполне справедливо также замечание Мензбира о том, что «идя далее фактов, в некоторых случаях Дарвин усиленно подчеркивал границу между теоретической и гипотетической частью своего учения, отличая вероятное от достоверного. Совсем не то мы находим у Геккеля, где на первом месте стоят общие положения... в духе сошедшей со сцены натурфилософии» (там же, стр. 5).

Далее Мензбир в резкой форме критикует основные труды и основные обобщения Геккеля. Например, «вся общая морфология Геккеля, — писал Мензбир, — есть не что иное, как нанизывание друг на друга ничем не доказанных общих положений» (там же). Биогенетический

[2] См.: И. И. Мечников. 1950. Избранные биологические произведения. Прим. 101, стр. 770.

закон он характеризует как «совершенно фантастический; ему надо было не устанавливать биогенетический закон..., а лишь подчеркнуть наследственную передачу зародышем некоторых особенностей их предков» (там же, стр. 7). Гипотеза перигенезиса, мысль о существовании атомной души пластидул и многие другие объяснения Геккеля — все это, по Мензбиру, не более чем натурфилософские выдумки. Мензбир подчеркнул, что «как дарвинист Геккель оказал Германии огромную услугу, возбудив своими общими сочинениями живой интерес к биологии» (там же, стр. 15). Но он, как правило, смешивал гипотезы с законами, «выдавал временное за постоянное» (там же, стр. 16). Далее он писал о большинстве биологов, которые «сквозь дымку геккелизма умели различить истинные принципы дарвинизма» (там же).

В более поздних работах Мензбир (1920) противопоставлял теорию Дарвина, основанную на «огромном запасе фактов» (стр. 38), учению Геккеля, оживившего «германскую натурфилософию» (стр. 40). «Судьба Геккеля, в сущности, судьба фельетониста: он поверхностен в своих рассуждениях, он мог наделать много шума, мог стать временной знаменитостью, но, однако, не мог удержаться на легко достигнутой высоте» (стр. 41).

Характеризуя роль Геккеля в истории эволюционизма, А. Н. Северцов (1921) писал: «Я не раз сегодня отмечал большое значение Геккеля в истории эволюционизма; если обратить внимание на отрицательные стороны его деятельности, то, может быть, главным его недостатком явится то, что он был в сильной степени эволюционистом-догматиком, чем Дарвин никогда не был» (стр. 309). Парамонов (1945) утверждал, что «Геккель не может рассматриваться как классик дарвинизма. Над дарвинизмом он сделал ряд надстроек, зачастую идеалистического и механистического характера. Так, он не отрицал врожденной целесообразности, ламарковских принципов и различных чисто натурфилософских концепций» (стр. 425). В. Л. Комаров (1935) правильно подчеркивал, что для Геккеля «учение Ламарка и учение Дарвина — не две различные теории: теория упражнения и теория отбора, а одна — ламарко-дарвиновская теория эволюции» (стр. LXXV).

Выдающиеся заслуги Геккеля перед эволюционной биологией в разработке филогенетических проблем не могут быть недооценены. Но его вклад в развитие основ дар-

винистской теории эволюции был скорее отрицательным, чем положительным.

Если считать главным признаком «геккелевского дарвинизма» попытку сочетать принципы естественного отбора и прямого приспособления, то к этой разновидности дарвинизма кроме Геккеля следует отнести и ряд других эволюционистов XIX в. Большой интерес представляют взгляды австрийского палеозоолога М. Неймайра, сформулированные в 1889 г., т. е. уже в разгар борьбы между неоламаркизмом, неодарвинизмом и телеологическим эволюционизмом. По словам Неймайра, через 30 лет после публикации «Происхождения видов» большинство биологов признает существование постепенной эволюции и естественного отбора в качестве одного из ее факторов, «что же касается степени его действия — то господствует разнообразие мнений» (Неймайр, 1898, стр. 154), и, например, сам Дарвин «видел первоначально в подборе почти единственного деятеля» (стр. 155), а позже примкнул к мнению, «что существуют еще другие силы» (там же). Сам Неймайр признавал «теорию подбора Дарвина верной по существу», но считал ее еще «совершенно незаконченной» (стр. 206), лишь началом верно избранного пути. Он выступал против телеогенеза, так как считал, что мысль о «врожденном стремлении к усовершенствованию» стоит «в неразрешимом противоречии» (стр. 159) с фактами существования регрессивных стволов, а также с фактами существования родов, «сохранившихся без существенных изменений от древнейших кембрийских и силурийских времен, например Lingula, Discina, Crania, Rhynchonella, многие брюхоногие, двустворчатые и т. д.» (там же). Прогресс организации он объяснял с позиции теории отбора, так как высшие формы обладают наиболее полезными признаками.

Подробно обсуждается им проблема наследования приобретаемых признаков. Неймайр приходит к выводу, что «как ни остроумны соображения Вейсмана, но они не могут устоять против совершенно противоречащих им наблюдений» (стр. 188), как и любые другие гипотезы, отрицающие наследование приобретаемых свойств. Большую роль в формировании эволюционных воззрений Неймайра сыграли открытия так называемых «рядов форм» ископаемых раковин моллюсков, т. е. серии близкородственных форм из последовательных несмещенных слоев,

таких, например, как исследованный им самим ряд раковин Paludina из плиоценовых озерных отложений Славонии: от древнейшей гладкой овальной P. neumayri через много переходных форм к орнаментированной конусообразной P. hoernesi. Такие серии «служат непосредственным и очевидным доказательством того, что изменения вида совершаются с течением времени путем постепенного накопления небольших различий» (стр. 188), а не внезапно, путем мутационных «перечеканок». Причиной постепенных изменений раковин было опреснение вод, и Неймайр толковал этот процесс в духе прямого влияния внешних условий. Однако образование на раковине бугров и утолщений, характерное для более поздних пресноводных форм, истолковывалось им как прямое влияние среды «при содействии отбора» (стр. 192). Подчеркивая роль отбора, он сослался на защитную (от ударов волн) функцию этих образований. Обсуждая проблемы большой филогении, Неймайр часто придерживался строго дарвиновских принципов, так, например, прогрессивную эволюцию он объяснял успехами группы в конкурентной борьбе.

В последние десятилетия прошлого века большинство палеонтологов, занимавшихся эволюционными проблемами, стояло на позициях неоламаркизма, ортогенеза и телеологии. Неймайр принадлежал к числу тех палеонтологов-эволюционистов, которые занимали иные позиции, отыскивая доказательства как в пользу теории естественного отбора, так и в пользу теории прямого приспособления. Не имея возможности достаточно обоснованно применить одну из этих двух доктрин к объяснению причин возникновения «рядов форм», Неймайр занял осторожную и по существу компромиссную позицию между механоламаркизмом и последовательным селекционизмом. Такую позицию нельзя квалифицировать как форму классического дарвинизма, так как естественный отбор не признавался ведущим и главным фактором эволюции. Это была разновидность ламарко-дарвинизма, характерная для многих эволюционистов того времени.

§ 4. Неодарвинизм

Концепция неодарвинизма была разработана Вейсманом в 80-х годах прошлого века. К его основателям следует также отнести Гальтона (Galton, 1871a, 1871b) и

Уоллеса (1889 г. «Дарвинизм» и более поздние работы). Вейсман (1918) в понятие «неодарвинизм» включал два момента: утверждение, что наследование приобретенных признаков «не только не доказано, но и немыслимо теоретически» (стр. 208) и вытекающее из него следствие о всемогуществе естественного отбора. При этом всемогущество естественного отбора он понимал в двух смыслах: как возможность управления всем эволюционным процессом без участия прямого приспособления, «стремления к совершенствованию» и т. п., а также как универсальный принцип, действующий не только среди организмов, но и внутри каждого из них (внутренний, например, тканевый отбор), включая отбор на молекулярном уровне («зачатковый отбор» или отбор биофор и детерминантов).

В определении сущности, границ и научного значения неодарвинизма до сих пор, к сожалению, существуют большие расхождения, и традиционной стала прискорбная путаница понятий.

Некоторые авторы считают, что в неодарвинизме существенна его антиламаркистская и антителеологическая направленность (Филипченко, 1926), что он «представляет собой дальнейшее развитие дарвиновской теории отбора» (Левин, 1928, стр. 198). М. Левин писал, что основатель неодарвинизма Вейсман — «наиболее выдающийся эволюционист после Дарвина... пропагандист, теоретик и классик дарвинизма, своими трудами оказавший огромное влияние на развитие эволюционных теорий» (там же), «последовательный материалист и противник всякого витализма в естествознании» (стр. 202).

Если в более ранних работах Т. Г. Моргана (1924) встречаются суровые осуждения взглядов Вейсмана как «чисто спекулятивных» (стр. 226), то позднее Морган подчеркивал, что «в ряде блестящих работ Вейсман обнаруживает несостоятельность доказательств, положенных в основу учения о наследовании приобретенных свойств» (1926, стр. 20), что его теоретические воззрения «сыграли большую историческую роль» (1933, стр. 153) в развитии генетики, что идея о зачатковых клетках как источнике всех эволюционных изменений является «наибольшей заслугой Вейсмана... и оказала глубокое влияние на все дальнейшие представления» (1936, стр. 147).

Термином «неодарвинизм» некоторые обозначают не только взгляды Вейсмана, Уоллеса и их сторонников среди биологов XIX в., но и современную синтетическую теорию эволюции (Fothergill, 1952; Huxley, 1963, и мн. др.). Другие авторы возражают против такого расширения границ неодарвинизма и предлагают обозначать им только эволюционные воззрения Вейсмана (Dobzhansky et Boesiger, 1968).

В большом количестве работ, вышедших в нашей стране в 30—60-е годы, неодарвинизм рассматривался как идеалистическая реакционная теория эволюции. Он обвинялся в кантианском отрыве сущности (зародышевая плазма) от явления (сома), в агностицизме (ему приписывалось утверждение о непознаваемости зародышевой плазмы), в том, что зародышевая плазма «по существу играет роль старой души» (Яффе, 1932, стр. 216) в антидарвинизме и метафизике (Лысенко, 1948, и мн. др.). Основным мотивом всей этой критики было ошибочное утверждение, что признание наследования приобретенных признаков является фундаментом материализма в биологии. Выступление же неодарвинизма против этой идеи расценивалось не как смелая борьба новаторов науки против общепринятой, но неправильной догмы, а как проявление реакционных тенденций в науке.

После августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. подобные оценки неодарвинизма на некоторое время даже возобладали в отечественной биологической и философской литературе.

Особую точку зрения на сущность неодарвинизма высказывал И. И. Шмальгаузен (1969). Главная особенность неодарвинизма состоит, по его мнению, в распространении «принципа естественного отбора на процессы, протекающие внутри организма» (стр. 195), т. е. в гипотезе зародышевого отбора, а также в представлении об организме как мозаике независимых друг от друга признаков. Он возражал против утверждения, что неодарвинизм есть «дарвинизм, очищенный от элементов ламаркизма» (стр. 194), и выступил с утверждением, что неодарвинизм «представляет уже не уклонение от теории Дарвина, а самый подлинный антидарвинизм» (1939б, стр. 208), что он «по своей сути оказался в том же антидарвинистическом лагере, как и неоламаркизм» (1969, стр. 194). В состав неодарвинизма Шмальгаузен включил

и воззрения ранних генетиков-антидарвинистов (Г. де Фриз, Л. Кено, Дж. Лотси). Таким образом, без достаточных оснований генетический антидарвинизм в его трех формах — мутационизма, преадаптационизма и гибридогенеза — был отнесен к неодарвинизму.

Парамонов (1945) главным в неодарвинизме также считает гипотезу зародышевого отбора и поэтому рассматривает неодарвинизм как форму антидарвинизма. Однако в отличие от Шмальгаузена он не включает в состав неодарвинизма генетический антидарвинизм.

Недавно неодарвинизм вновь был отнесен в разряд антидарвинистских учений, и была провозглашена «несовместимость неодарвинизма с теорией Дарвина» (Берман и др., 1966, стр. 245), а в его состав опять был включен генетический антидарвинизм XX в. (мутационизм и гибридогенез).

Сковрон (1965) утверждает, что Вейсман «вместо отбора, действующего среди особей, принимает отбор, действующий в пределах половых клеток между детерминантами. Хотя Вейсман говорит о „всемогуществе" естественного отбора, его теория принципиально отличается от теории Дарвина» (стр. 98).

Наличие таких больших расхождений в оценке неодарвинизма заставляет нас кратко рассмотреть эволюционные взгляды Вейсмана, не вдаваясь в разбор его взглядов по вопросам наследственности и онтогенеза (строение и локализация зародышевой плазмы, гипотеза зародышевого пути и неравнонаследственного деления, принцип мозаичности развития признаков и др.). Во многих работах, в том числе и в трудах по истории биологии (Nordenskiöld, 1926) утверждается, что взгляды Вейсмана, раз сформировавшись, оставались неизменными. В отечественной литературе, как правило, взгляды Вейсмана не рассматривались в развитии. Ознакомившись с работами Вейсмана, мы присоединяемся к тому мнению, что развитие его взглядов прошло несколько этапов (Левин, 1928; Финкельштейн, 1928).

В течение 60—70-х годов Вейсман отстаивал ортодоксальный дарвинизм, т. е. вслед за Дарвином развивал идею отбора как единственной причины органической целесообразности и прогрессивной эволюции, но еще не пришел к выводу о принципиальной несовместимости идеи эволюции на основе селекции с идеей эволюции на основе

наследования приобретенных признаков. С этих позиций он критиковал взгляды Нэгели и других телеологов-ламаркистов, доказывая, что допущение «филетической силы развития» противоречит бесчисленным фактам и может быть объяснимо только с помощью «предустановленной гармонии», стоящей вне науки (Weismann, 1876, стр. 295).

Первое выступление Вейсмана против наследования приобретенных признаков состоялось в 1883 г. Однако он сам отметил, что сомнения в возможности такого наследования ранее возникли у Гальтона (в 1871 г.), Гиса (в 1875 г.) и др. В этой работе (Weismann, 1883) содержались многочисленные косвенные доводы против наследования приобретенных признаков (развитие инстинктов и особенности строения рабочих муравьев и других бесполых форм у колониальных насекомых и др.). Кроме того, она включала критику данных, которые, как казалось в те времена, безусловно подтверждали этот принцип (недоразвитие крыльев у домашних птиц, близорукость у европейцев и т. п.). Наконец, в этой работе впервые приводилось описание ставших впоследствии такими одиозными собственных опытов с отрубанием хвостов у мышей в 22 поколениях, которыми автор хотел проверить возможность наследования травм.

После этого Вейсман занялся поисками таких форм наследственной изменчивости, которые могли бы доставлять отбору необходимый материал. Вначале (Weismann, 1886) он полагал, что зародышевое вещество столь стойко, что не может качественно изменяться под воздействием среды и что единственным источником индивидуальных вариаций является комбинирование элементов зародышевого вещества при половом размножении (амфимиксис). Вскоре, однако, он пришел к выводу, что амфимиксис важная, но не самая коренная причина наследственной изменчивости. Последняя состоит «в прямом воздействии внешних влияний на биофоры и детерминанты» (Weismann, 1892, стр. 524).

Все внимательные критики Вейсмана отмечали, что в его взглядах на причины изменчивости произошла эволюция: вначале он признавал только рекомбинации («амфимиксис»), а затем — и влияние внешних факторов на зародышевую плазму (см., например: Филипченко, 1926, стр. 205; Левит, 1928, стр. 204; Финкельштейн, 1928, стр. 61—63).

В ответ на статью Спенсера «Недостаточность естественного отбора» Вейсман в 1893 г. опубликовал работу «Всемогущество естественного отбора», обосновав в ней тезис о необходимости и достаточности селекционного принципа для объяснения эволюции живого. Естественный отбор производит все видовые приспособления, писал Вейсман в этой статье. В этот период «всемогущество» отбора он понимал лишь как доведенный до логического конца принцип отбора в чисто дарвиновском смысле, но с полным отрицанием наследования приобретенных признаков. Поэтому вряд ли справедливо считать, что «Вейсман настаивал еще больше, чем Дарвин, на доминирующей роли естественного отбора» (Dobzhansky et Boesiger, 1968, стр. 57). Некоторые старые авторы правильно считали Вейсмана последовательным сторонником и поборником теории естественного отбора в строго дарвиновском духе.

Анализируя примеры сложных коадаптаций, пассивных приспособлений и адаптаций у бесполых форм колониальных насекомых, Вейсман (1894) доказывал, что «никакое другое объяснение немыслимо... и что только естественный отбор может объяснить целесообразность организации» (стр. 13). Вейсман здраво оценивал тот факт, что в то время сам процесс отбора в природе был еще совершенно не изучен, и писал, что «принять этот принцип нас вынуждает... не что иное, как могущество логики» (стр. 19).

Недооценка роли отбора в эволюции со стороны неоламаркизма была главным объектом критических выступлений Вейсмана. Уоллес (1911) следующим образом характеризует значение работ Гальтона и Вейсмана в борьбе дарвинизма с механоламаркизмом: «имена Гальтона и Вейсмана должны быть одинаково связаны с самым важным приложением эволюционной теории со времени появления „Происхождения видов“» (стр. 505). Н. А. Холодковский (1923) в 1895 г. правильно подчеркивал, что Вейсман «считает естественный отбор главным, если не единственным фактором развития» (стр. 19), а также, что «дарвинизм — в смысле теории естественного отбора — достигает своего крайнего выражения в идеях Вейсмана, считающего естественный отбор не только за главнейший, но и почти за исключительный фактор органического развития» (стр. 21).

Таким образом, к середине 90-х годов неодарвинизм уже сложился как направление, которое считало естественный отбор ведущим фактором эволюции, как это принимал и Дарвин, но в отличие от последнего совершенно отбрасывало принцип «прямого уравновешивания» (Спенсер).

Новым, последним этапом развития эволюционных воззрений Вейсмана явилось создание гипотезы зародышевого отбора. Заимствовав у Ру идею о борьбе за существование между клетками и тканями. Вейсман распространил ее на элементы зародышевой плазмы — детерминанты и биофоры. Этим была сделана попытка универсализировать принцип отбора. Не имея в своем распоряжении фактов, чисто дедуктивно, Вейсман предположил, что борьба за питание между элементами наследственного вещества ведет к тому, что детерминанты-победители определяют дальнейший путь индивидуального развития и признаки взрослого организма. Так как условия этой борьбы у разных организмов складываются поразному, то в итоге у множества организмов проявляется разнообразие признаков по типу неопределенной изменчивости. Этим путем зародышевый отбор (Germinalselektion) является поставщиком материала для дарвиновского отбора организмов (Personalselektion).

В 1902 г. Вейсман (1918) писал, что «перенесение принципа отбора на все ступени жизненных единиц и является краеугольным камнем моих воззрений: мысль эта... не умрет, если даже все остальное окажется преходящим» (стр. IX). Говоря о всемогуществе отбора, теперь Вейсман подчеркивал, что «принцип отбора господствует над всеми категориями жизненных единиц» (стр. VIII) и что без допущения зародышевого отбора «великая мысль о направляющей роли отбора в эволюции... остается, по-моему убеждению, чем-то незаконченным, деревом без корня» (там же). Однако Вейсман не забывал, что «селекционное учение Дарвина никогда не будет забыто... Зачатковый отбор работает рука об руку с Дарвиновским отбором, без которого мы оказались бы совершенно беспомощными в попытке понять приспособление» (стр. XI, XII). Эти слова, написанные в 1912 г., были лебединой песнью Вейсмана, и в них совершенно ясна дарвинистская основная идея. Поэтому со-

вершенно несправедливо критикуют Вейсмана за то, что его теория зародышевого подбора «только по названию построена на подборе и только форма изложения напоминает нам о естественном подборе Дарвина. Признать борьбу детерминантов между собою вполне мог бы всякий ламаркист» (Делаж и Гольдсмит, 1916, стр. 107).

В догенетическое время делалось много попыток чисто дедуктивным путем представить строение наследственного вещества и законы его изменчивости. Все они, в том числе и гипотеза зародышевого отбора Вейсмана, носили характер чистых догадок и в большей или меньшей мере оказались надуманными. Тем не менее можно присоединиться к мнению о том, что хотя «современная биология и не подтвердила тезис о зародышевом отборе, но последний имеет не только историческое значение» (Grasse et coll., 1966, стр. 926). Таким было развитие эволюционных воззрений Вейсмана.

Несмотря на спорность многих положений, высказанных Вейсманом, положительная роль его в развитии эволюционной теории второй половины XIX в. была очень велика. Даже его оппоненты признавали, что неодарвинизм Вейсмана вызвал «движение идей и ученые споры, которые бросили новый свет на историю жизни» (Ле Дантек, 1899, стр. 70).

Вокруг взглядов Вейсмана и неодарвинизма многие годы бушевали страсти и давались столь противоположные оценки, что для их анализа требуются специальные исследования. Историческая роль Вейсмана в развитии эволюционной теории столь велика, что отсутствие до сих пор в отечественной литературе фундаментальных работ на эту тему следует считать крупным пробелом. Тем более что уже появились работы, освещающие творчество Вейсмана объективно и с современных позиций (Löthar, 1963; Gebhardt, 1965, и др.).

В советской литературе уже делались попытки объективного анализа эволюционных взглядов Вейсмана. К ним следует отнести, например, исследование Филипченко (1926), в котором говорилось, что «теорию Вейсмана сравнительно недавно было принято сильно критиковать, отмечая ее слабые стороны, которых в ней, действительно, немало. Однако за всем тем значение ее очень велико и влияние на выработку наших современных взглядов нельзя не признать очень значительным. Главной заслу-

гой Вейсмана является опровержение того наивного ламаркизма, который был до него общераспространенным убеждением, т. е. веры в наследственность приобретенных свойств» (стр. 173, 174).

Шмальгаузен (1939а) бессмертную заслугу Вейсмана видел в том, что он «ясно доказал несостоятельность одного из основных принципов ламаркизма» (стр. 205), т. е. наследования приобретенных признаков.

К сожалению, до недавнего времени в литературе встречаются еще характеристики эволюционных взглядов Вейсмана в произвольно усеченном виде, с подчеркиванием только ошибочного, без рассмотрения его безусловно дарвинистских работ, например по эволюции окрасок у животных, по половому отбору и т. п.

По нашему мнению, вершиной развития эволюционных идей Вейсмана была теория всемогущества естественного отбора, направленная не только против неоламаркизма, но и против всех распространенных в те времена форм ламарко-дарвинизма. Эта теория не противостояла учению самого Дарвина, а напротив, укрепляла его ядро и способствовала очищению от непоследовательности. Вместе с тем, как и Дарвин, Вейсман понимал, что без изучения законов наследственной изменчивости теория отбора не будет иметь важнейших составных частей своего фундамента. Это и вынуждало его (и не только одного его) к выдвижению многих гипотез. Гипотеза зародышевого отбора не была направлена на замену дарвиновского принципа отбора организмов (как это полагает Сковрон, 1965) и на разработку теории селекционизма, она обосновывала явления неопределенной изменчивости. Гипотеза зародышевого отбора, вопреки мнению ее автора и многих критиков, не была центром эволюционных воззрений Вейсмана. В данном случае можно согласиться со Шмальгаузеном (1939а), который отметил, что ошибка Вейсмана состояла «не в признании естественного отбора основной движущей силой эволюции, а в другом — в попытке свести к тому же принципу отбора и другие факторы эволюции, именно все явления изменчивости, как наследственной, так и ненаследственной» (стр. 205).

Ведя борьбу с ошибочным сведéнием эволюции к физиологическим перестройкам в онтогенезе и правильно

подчеркивая порочность механоламаркизма, Вейсман впал в другую крайность, полностью отрицая значение фенотипа в эволюции. В этом вопросе позиция Вейсмана была близка к позициям ранних генетиков-антидарвинистов (см. главу 10). Однако надо подчеркнуть, что он решительно расходился с ними в главном — в понимании роли естественного отбора в эволюционном процессе. Все генетики-антидарвинисты отрицали творческую роль отбора, т. е. способность его создавать новое. Вейсман же настаивал на том, что отбор может создавать новое, хотя и не вдруг, а постепенно. Оценка неодарвинизма как формы антидарвинизма, основанная на критике автогенетической сущности идеи зародышевого отбора, является ошибочной. Теорию зародышевого отбора нельзя признавать за основу неодарвинизма хотя бы потому, что ко времени ее появления неодарвинизм был уже сформировавшимся направлением, которое в течение 1883—1895 гг. вело напряженную борьбу против неоламаркизма. Один из основателей неодарвинизма — Уоллес вообще не разделял гипотезу зародышевого отбора, но в то же время, как и Вейсман, противопоставлял теорию естественного отбора гипотезе наследования приобретенных признаков, которую он считал совершенно недоказанной (Уоллес, 1911, стр. 502, и др.).

Из всего сказанного следует, что неодарвинизм надо рассматривать как одну из форм развития дарвинизма, ибо его сторонники решительно защищали принцип естественного отбора — фундамент научной теории эволюции. Несмотря на слабые и ошибочные моменты в построениях неодарвинистов, нет оснований относить это направление в целом к антидарвинизму (так же как нельзя отвергать теорию Дарвина в целом за ошибочную гипотезу пангенезиса). Неодарвинизм является специфической концепцией, характерной для догенетической эпохи (конец XIX в.). Некоторые существенные его положения прошли проверку временем и вошли в состав современной генетики и синтетической теории эволюции.

В XIX в. лишь немногие биологи присоединились к неодарвинизму или же пытались его развить. Например, Платт-Бэлл (Platt-Ball, 1890a) пытался объединить идеи пангенезиса и теории зародышевой плазмы и объяс-

нить естественным отбором филогенетическое совершенствование зародышевой плазмы. Этому автору принадлежит наиболее полная аргументация против наследования приобретенных признаков.

Среди русских дарвинистов в конце XIX в. не было единства в оценке взглядов Вейсмана и принципов неодарвинизма. Напомним, что, например, Тимирязев считал неодарвинизм таким же уклонением от истины (т. е. от классического дарвинизма), как и неоламаркизм. Мензбир (1893) же считал, что взгляды Вейсмана «отличаются замечательной ясностью... могут считаться верными по крайней мере в своих основных положениях» (стр. 219). Однако в более поздней работе Мензбир (1900, № 6, стр. 12) констатирует неуспех теорий Вейсмана, критикует их за введение спекулятивных построений, выражает несогласие с отрицанием принципа наследования приобретенных признаков. Своеобразна была позиция В. И. Талиева (1900): «Наследуемость приобретенных признаков не доказана, блистательная аргументация Вейсмана поколебала ее основы, но признать всемогущество подбора, объяснить эволюцию случаем противно требованиям логики» (стр. 275).

В заключение следует подчеркнуть, что понятие «неодарвинизм» необходимо отличать от понятия «вейсманизм». Неодарвинизм — эволюционное учение, в которое не входят чисто генетические и эмбриологические гипотезы Вейсмана. Вейсманизм же, очевидно, включает все биологические воззрения его автора. Долгое время понятие «вейсманизм» употреблялось так называемыми «творческими дарвинистами» в качестве бранного слова. Между тем генетические и эмбриологические идеи Вейсмана включали несколько гениальных догадок. В 1885 г. он стал, например, соавтором идеи о локализации вещества наследственности в хромосомах (вместе с Гертвигом и Страсбургером) и должен был рассматриваться как один из основателей материалистического фундамента современной генетики. Справедливо возражая против модели слитной наследственности, Вейсман выдвинул гипотезу корпускулярного строения вещества наследственности, которая привела его к правильному представлению о расщеплении признаков у гибридов, о возврате части из них к исходным формам,

о восстановлении старой комбинации факторов как причине атавизма и т. п.

Хотя Вейсман (1918) и придерживался механистической концепции мозаичности признаков и обусловливающих их факторов, он не абсолютизировал ее и утверждал, что «зародышевая плазма не представляет собою кучи детерминант без всякой взаимной связи, а обладает известным строением, архитектурой» (стр. 320). Но генетические и эмбриологические взгляды Вейсмана включали также и ряд идей, не выдержавших испытание временем (теория о неравнонаследственном делении и представление о зародышевом пути). Эти ошибочные идеи учения Вейсмана в свое время вызывали особенно ожесточенные споры, но под их обломками уж слишком часто и несправедливо погребалось все научное наследие этого выдающегося эволюциониста.

§ 5. Сегрегациоселекционизм

Этим термином мы назвали взгляды, согласно которым теорию естественного отбора необходимо дополнить учением об изоляции.

В первых изданиях «Происхождения видов» географическая и физиологическая (половая) изоляция рассматривались как следствия нарастающей дивергентной эволюции, т. е. как результаты адаптивной радиации групп. Представление же об изоляции как об одном из факторов эволюции или даже как о главном факторе эволюции начало формироваться в эволюционной теории после критического выступления Дженкина (1867 г.).

Дженкин считал, что как бы ни было полезно наследственное изменение одиночной особи и сколько бы его не брал под охрану естественный отбор оно ни при каких обстоятельствах не может распространиться и стать признаком, присущим целому населению. Дженкин доказывал неизбежность разбавления из поколения в поколение любого ценного признака при скрещиваниях мутанта с окружающими его исходными формами до постепенного его исчезновения из популяции. Эти рассуждения были основаны на общепринятой в те времена идее — слитной наследственности, которая просуществовала до конца XIX в. и отпала только после возникновения экспериментальной генетики, основанной на законах Менделя.

В 5-м издании «Происхождения видов», в главе о естественном отборе Дарвин признался, что раньше он недооценивал то, насколько редко могут удержаться в потомстве единичные изменения, и писал, что правильность замечаний Дженкина «едва ли может быть подвергнута сомнению». И в этой связи Дарвин вносит дополнение о допущении массовых, а также повторных наследственных изменений в одном и том же направлении. Однако можно было сделать и другие допущения и с их помощью теоретически представить себе такие пути образования нового вида, при которых скрещивания не будут действовать «заболачивающе».

Автор «миграционной теории эволюции» М. Вагнер (Wagner, 1868, 1870) стремился устранить из дарвинизма, по его мнению, самый слабый пункт — предположение, что новый вид зарождается и формируется среди населения старого, исходного вида. Он писал, что «теория Дарвина заключает в себе существенный пробел и для его заполнения требуется другой важный закон природы, который я называю законом миграции организмов» (1870, стр. 4). В первой работе Вагнер ставил вопрос о дополнениях к учению Дарвина. Утверждалось, что видообразование с помощью естественного отбора становится возможным только при условии «уединения» хотя бы небольшой группы изменившихся особей путем миграции. Только с помощью географической или экологической изоляции, основанной на выселении группы одинаково измененных особей с территории, занятой исходным видом, могут быть, как полагал Вагнер, устранены возможности поглощающих скрещиваний. Без миграции обязательно произойдет растворение новых признаков и, едва начавшись, видообразование будет глохнуть.

Как видно из приведенного выше, первоначально Вагнер возводил изоляцию путем миграции в столь же важный закон эволюции, как и естественный отбор. В дальнейшем же он стал утверждать, что одна миграция с последующей изоляцией может быть причиной видообразования.

Так, из дополнения к дарвинизму «закон миграции» стал претендовать на роль единственного закона эволюции. Надо сказать, что Вагнер был не единственным ученым, который, сделав существенный вклад в эволюционную теорию, не смог найти правильных границ его

применения и, впадая в односторонность, преувеличил значение своего открытия.

В отличие от Дарвина, теория эволюции которого была основана на признании взаимодействия нескольких факторов, Вагнер, как и многие другие эволюционисты, сначала выпячивал, а потом и абсолютизировал роль какого-то одного фактора. Дарвин высоко оценил работу Вагнера, который «показал, что значение изоляции как препятствия к скрещиванию. важнее даже, чем я предполагал...» (1939, т. 3). Но тут же решительно заявляет: «Я ни в коем случае не могу согласиться с этим натуралистом в том, что миграция и изолирование — необходимые элементы в процессе образования новых видов» (там же). Сам Дарвин рассматривал изоляцию путем миграции одним из полезных, но не необходимых условий для накапливающего действия отбора. Вступив в полемику, Вагнер (Wagner, 1870, стр. 54) писал, что Дарвину «следовало бы указать другие причины, дающие первый толчок к усилению разновидностей и обуславливающие сохранение новых признаков».

Так началась длительная дискуссия о возможности симпатрического видообразования и о значении географического и экологического видообразования, не завершенная и до настоящего времени (Лукин, 1940; Завадский, 1968; Майр, 1968).

В 70-е же годы прошлого века нелегко было еще понять, что́ из идей Вагнера должно войти в эволюционную теорию как науку, а что — отпасть, как не имеющие ценности увлечения. В специальной работе о влиянии изоляции на видообразование Вейсман (Weismann, 1872) доказывал, что отбор способен накапливать изменения и без миграции, а также без географической изоляции или уединения разновидностей на особых территориях. Возможность видообразования без изоляции новых форм от исходных Вейсман доказывал фактами существования «рядов форм», подобных сериям ископаемых Planorbis из отложений Штейнгеймского озера. Геккель заметил, что закон миграций не может иметь никакого значения при неполовом размножении, и Вагнер вскоре ограничил свою теорию видами высших раздельнополых животных.

Некоторые из современников считали Вагнера «пламенным поклонником Дарвина» (Шмидт, 1876, стр. 157), а другие — ярым противником (Мечников, 1960, стр. 236,

237). Мечников правильно подчеркнул, что в работе 1870 г. Вагнер «вместо дарвинизма... выдвинул свою. Separationstheorie, т. е. доведенный до крайности его прежний взгляд на роль изолирования в деле образования видов» (стр. 236), но оставил без критики главный вывод работы Вагнера 1868 г. о невозможности одним отбором без миграций и географической изоляции объяснить видообразование.

Вопрос о роли изоляции в эволюционном процессе и в последующие годы разрабатывался рядом авторов. Так, например, Ж. Дельбёф (Delboeuf, 1877) выступил с математическими доводами против аргументов Джекина и сформулировал следующую мысль, которая известна в литературе как «закон Дельбёфа»: «Как бы ни было мало число изменившихся особей по отношению к числу неизменившихся, оно будет всегда возрастать вплоть до полного выяснения исходного типа» (стр. 679). Хотя этот закон и поддерживал ортодоксально дарвиновские представления, он не был основан на биологической аргументации и поэтому мало обсуждался в литературе. Критикуя теорию отбора, Делаж (Delage, 1898) подчеркнул, что закон Дельбёфа является ошибочным, так как построен только на гипотетических допущениях. Он мог бы действовать только в том идеальном случае, если бы причины изменений действовали постоянно на ряд признаков и на значительную часть особей вида. Позднее, критикуя это выступление Делажа, Келлог поддержал Дельбёфа (Kellog, 1907, стр. 72, 73).

Дж. Роменс (Romanes, 1886) также подробно обсудил вопрос о роли изоляции в эволюции. Как и Вагнер, он намеревался освободить теорию естественного отбора от главной, по его мнению, слабости — возможности нивелирующего действия скрещивания. Роменс признал, что естественный отбор сам по себе не может обеспечить дивергенции и видообразования. Если Вагнер вначале считал, что географическая изоляция с помощью переселения целых групп организмов является необходимым фактором отбора, то Роменс считал ее фактором более фундаментальным, чем отбор. Вместе с изменчивостью и наследственностью изоляция, по Роменсу, является самым общим фактором эволюции.

Он разрабатывал вопрос о роли так называемой «физиологической изоляции» (нескрещиваемости). Географи-

ческую же изоляцию в результате миграции Ромене не признавал закономерностью эволюции. Основной тезис его теории «физиологического отбора» состоял в том, что важнейшим необходимым фактором видообразования является нескрещиваемость вновь возникших форм с исходными и высокая плодовитость при скрещиваниях новых форм между собою. Мензбиру (1900) удалось удачнее других уловить позицию Ромена в дискуссии вокруг проблем дарвинизма: «Как творец теории физиологического подбора Ромене не всегда отстаивает принцип естественного отбора даже в тех случаях, где это должно... Простой последователь Дарвина, должен был бы... постараться устранить... возражения, оставаясь верным теории естественного отбора. Ромене поступает иначе: он... спешит возражения антидарвинистов удалить отчасти с помощью своей собственной теории, отчасти другими дополнительными принципами. Когда читаешь, что, по мнению Ромена, Уоллес не только не последователь Дарвина, но даже идет вразрез с ним, невольно приходишь к заключению, что полемика завела почтенного ученого далее надлежащих границ» (№ 2, стр. 57).

Тем не менее совершенно неправильно было бы попросту зачислять Ромена в антидарвинисты. Сам себя он считал ревностным дарвинистом, написал одну из лучших в мире книг с изложением теории Дарвина и с доброжелательной характеристикой состояния дарвинизма (Ромене, 1899). Концепцию физиологической изоляции он разработал с целью улучшения дарвинизма. Лишь логика борьбы в защиту собственных идей привела Ромена к конфликту с основными положениями дарвинизма.

Как мы знаем теперь, перемещения населений, как и внезапное появление нескрещиваемости мутантных форм с исходными, являются факторами эволюции, которые не могут действовать помимо естественного отбора и играют подчиненную роль.

Если в большинстве работ того времени еще преобладали общие соображения, то Дж. Гулик (Gulick, 1888, 1890, и др.) доказывал ведущее значение изоляции в дивергентной эволюции и в обособлении групп на основе обширных, тщательно выполненных исследований.

Их объектом служил комплекс форм улиток Achatinellidae на Гавайских островах. В пределах рода Achatinella были обнаружены сотни рас, отличающихся морфологически и живущих в изолированных друг от друга местообитаниях. Ссылаясь на то, что дифференциация улиток на многочисленные расы осуществилась в тождественных условиях (тот же климат, та же растительность, те же враги и конкуренты), Гулик отрицает ведущую роль естественного отбора в процессе видообразования. Ведущим фактором эволюции он признавал изоляцию (на основе одной миграции или же на основе миграци и вымирания промежуточных популяций). Исследования Гулика по систематике ахатинелл, продолжавшиеся и в нашем веке, показали, каким может быть механизм дифференциации группы на мелкие расы под влиянием разъединения местообитаний полосами с малопригодными или вовсе не пригодными для жизни условиями.

На примере первых шагов в разработке вопроса о значении различных форм изоляции для видообразования и отношения этого фактора к естественному отбору (Вагнер, Дельбёф, Роменс, Гулик) хорошо видна противоречивость развития эволюционной теории. Опираясь на очень скудные данные, существовавшие в его время, Дарвин мог высказывать лишь самые общие соображения о значении различных форм изоляции по отношению к отбору. Никто тогда в доменделевские времена не был в состоянии опровергнуть тезис Дженкина о нивелирующем результаты отбора действии скрещиваний. Поэтому естествен был интерес к изучению всех форм изоляции как факторов эволюции. Не менее естественным было и желание освободить дарвинизм от «кошмара Дженкина».

Сама же проблема до сих пор остается не до конца решенной и во многом еще дискуссионной (Завадский, 1968; Майр, 1968).

РАЗВИТИЕ ДАРВИНИЗМА В РОССИИ

Особенности развития эволюционной теории, и в частности дарвинизма, в отдельных странах — это интересная, но специальная тема, выходящая за пределы наших задач. Исключение, сделанное для вопроса, составляющего содержание данной главы, вполне естественно. Русская наука занимала ведущее положение в развитии дарвинизма, но эта тема не получила еще достаточного освещения в литературе.

Русские биологи прошлого века приложили большие усилия для развития классического дарвинизма (В. О. Ковалевский), его пропаганды, защиты (К. А. Тимирязев) и критической оценки (И. И. Мечников). Они сделали больше, чем кто бы то ни было в области развития учения о борьбе за существование. Они впервые предложили рациональные классификации форм борьбы за существование, показали различие между конкуренцией (соревнованием) и прямой борьбой, обсудили вопрос о роли перенаселения в эволюции, разработали представление о взаимопомощи как факторе эволюции.

На примере изменения взглядов Бекетова в этой главе будет показано, что отход на позиции ламарко-дарвинизма был тенденцией, характерной не только для некоторых зарубежных биологов.

§ 1. Причины успеха дарвинизма в России

Эволюционная теория в форме учения Дарвина получила широкое распространение в России уже в 60-х годах XIX в. Успех дарвинизма, а также относительно слабое распространение других точек зрения на законы эволюции и является самой важной особенностью развития

эволюционной теории в России. Факт успеха дарвинизма в России подчеркивался давно, хотя и отмечалось, что «одни встретили гипотезу Дарвина с восторгом, породившим бездну увлечений, другие встретили ее враждебно» (Усов, 1867, стр. 78).

Выступая на 7-м съезде русских естествоиспытателей и врачей в 1883 г. А. О. Ковалевский говорил, что дарвинизм был принят в России так быстро и без особой борьбы потому, что не встретил «твердо установившихся старых традиций», как это имело место в естествознании Западной Европы, а также из-за того, что появление дарвинизма совпало с «пробуждением общества» после Крымской войны и приветствовалось ее прогрессивными слоями, т. е. революционными демократами-«шестидесятниками». К этому следует прибавить также и значительную степень подготовленности биологов к восприятию идей Дарвина благодаря деятельности таких ученых додарвиновского времени, как К. Ф. Рулье.[1]

О подготовленности русских биологов к восприятию дарвинизма свидетельствует также статья Бекетова «Гармония в природе», написанная еще до знакомства русских ученых с идеями Дарвина и опубликованная в конце 1860 г. в журнале «Русский вестник». Как отметил Тимирязев (1939), содержание этой работы доказывало, «на какую подготовленную почву упало у нас учение Дарвина» (т. 5, стр. 108). В это же время (конец 1860 г.) в журнале «Отечественные записки» вышла статья Н. П. Вагнера «Природа и Мильн-Эдвардс», содержащая резкую критику креационистских идей этого ученого с позиций материалистического и эволюционно-биологического мировоззрения.

Что же касается поддержки дарвинизма революционными демократами, то особое значение в этом отношении имели статьи Д. И. Писарева под общим заглавием «Прогресс в мире животных и растений», опубликованные в журнале «Русское слово» (1864 г.). Аттестуя Дарвина как гениального мыслителя, взглянувшего на жизнь природы так широко и глубоко, как никто до него этого не

[1] Известно, что ученики Рулье, составившие московскую школу зоологов-эволюционистов, — Н. А. Северцов, С. А. Усов, А. П. Богданов, Я. А. Борзенков и др. — сразу же стали дарвинистами и впоследствии сами объясняли легкость и быстроту его восприятия влиянием идей своего учителя.

делал и сумевшего сделать такое открытие, которое «не имело себе подобного во всей истории естественных наук», Писарев призывал молодежь стать под знамена этого новаторского учения и отдать свои силы для его распространения и процветания. Этот призыв оказался очень действенным, и многие одаренные молодые люди 60-х годов целиком посвятили себя развитию биологии с последовательно-материалистических позиций дарвинизма, стали его пропагандистами и защитниками.

«Русские ученые,— писал М. А. Антонович (1945), — отнеслись к новой теории весьма сочувственно и встретили ее как желанную и до некоторой степени давно ожидаемую ими гостью» (стр. 354). В воспоминаниях 1913 г. Мечников подчеркивал, что руководящей мыслью большей части биологических работ, произведенных в России в течение истекшего полустолетия, было учение Дарвина.

В работе, посвященной развитию естествознания в России в эпоху 60-х годов, Тимирязев писал, что приблизительно в течение «каких-нибудь 10—15 лет» благодаря деятельности плеяды выдающихся русских биологов-эволюционистов, из которой он упомянул братьев Ковалевских, Мечникова и Сеченова, русская наука была «вдвинута» в общеевропейскую семью уже не в качестве ученицы, а полноправным сотрудником. Сами же эти ученые становились «порою и намечающими путь руководителями» (1939, т. 8, стр. 166). Позднее А. Н. Северцов (1922) также высказал мнение, что в XIX в. «русские зоологи и ботаники своими трудами завоевали почетное место в истории эволюционного учения» (стр. 304).

Иную точку зрения на этот вопрос высказал Филипченко (1926), который утверждал, что «вклад, внесенный русскими в общее учение об эволюции в течение 19-го века, был очень невелик и мы могли назвать лишь имена Данилевского, Тимирязева, Кропоткина и Коржинского» (стр. 218). Столь удивительное ограничение круга достойных упоминания русских биологов-эволюционистов просто необъяснимо, тем более что в целом Филипченко объективно рисует общую картину развития эволюционной идеи в биологии. Как мог он не внести в этот список таких бесспорных корифеев эволюционной мысли XIX в., как В. О. Ковалевский или Мечников? И почему среди упомянутых ученых соотношение дарвинистов и антидар-

винистов равно 1 : 3? Ведь такое соотношение искажает действительность.[2]

Выдающуюся роль в распространении, защите и в уточнении отдельных проблем дарвинизма сыграли такие биологи, как Мензбир (начиная с 1882 г.), Холодковский (с 1888 г.), Шимкевич (с 1896 г.). С позиций дарвинизма выступали многие русские биологи и палеонтологи: Н. А. Северцов, И. М. Сеченов, С. А. Усов, М. И. Богданов, В. В. Зеленский, В. А. Вагнер, Д. Н. Анучин, А. П. Павлов, М. В. Павлова, С. Н. Никитин, Н. И. Андрусов, В. П. Амалицкий, К. Ф. Кесслер. Уже в 60—70-е годы в Казанском университете возникла целая дарвинистская школа, в которую входили ботаники Н. Ф. Леваковский (см. гл. 3, § 6) и его ученик и сотрудник С. М. Смирнов, пытавшиеся развивать идеи Дарвина на почве экспериментальной морфологии растений; зоогеограф Богданов, одним из первых применивший дарвинизм к этой области биологии и высказавший интересные идеи о виде и видообразовании. Значительную роль в распространении идей дарвинизма сыграли и некоторые небиологи (например, физик Н. А. Умов).

Особого упоминания заслуживают пропаганда и защита дарвинизма биологом из Дерптского (Тартуского) университета Г. Зейдлицем. Оригинальные, хотя и не ортодоксально дарвиновские эволюционные идеи развивал А. С. Фаминцын, взгляды которого будут рассмотрены подробнее.

Если в 60-е годы расцвет дарвинизма в России объяснялся прежде всего социальными процессами и общими идейными сдвигами, то в последующие десятилетия он был обусловлен деятельностью плеяды великих дарвинистов и в особенности воздействием работ Тимирязева.

На русской почве дарвинизм развивался достаточно своеобразными путями, и неправильно разделять рус-

---

[2] Рассматривая состояние отечественного эволюционного учения в первой четверти нашего века, Филипченко счел возможным отметить работы только трех авторов: А. Н. Северцова, Л. С. Берга и Д. Н. Соболева. Объективный анализ новейшей истории и современности более сложен, чем истории давно прошедшей. Но игнорирование таких имен, как Н. В. Цингер, И. К. Пачоский, В. И. Талиев, А. С. Семенов-Тянь-Шанский, П. П. Сушкин, С. С. Четвериков, А. С. Серебровский и мн. др., свидетельствует о предвзятости автора по отношению к дарвинизму и о недооценке им значения вклада русских биологов в мировую науку.

ских дарвинистов, как это сделал А. Д. Некрасов (1926), на сторонников английской или немецкой школ. Например, Тимирязева этот автор относит к представителям английского дарвинизма. В действительности же Тимирязев, хотя и восхищался Дарвином как типом ученого, разделял в основных вопросах взгляды классического дарвинизма и блистательно вел неутомимую борьбу за их утверждение, в то же время его теоретические положения в области дарвинизма были настолько глубоко и тонко сформулированы, что в ряде вопросов уточняли и развивали идеи Дарвина. Если же принять во внимание также то, что эти мысли Тимирязева сильно воздействовали на умы читателей и он стал учителем большой когорты русских биологов нескольких поколений, воспринимавших дарвинизм «по Тимирязеву», то его классический дарвинизм заслуживает быть выделенным в особую «тимирязевскую» ветвь (Завадский, 1940; Парамонов, 1940).

С. Л. Соболь (1957) разграничивает русских последователей Дарвина по политическому признаку на революционных демократов (Писарев, Тимирязев, Антонович и др.) и на либералов, к которым он относил А. П. Богданова. Однако зависимость между общественно-политическими и эволюционно-биологическими взглядами и в те времена была не простой и далекой от прямолинейности. Примером этому могут служить воззрения Н. Г. Чернышевского, выступившего против учения Дарвина о борьбе за существование.

§ 2. Эволюционные воззрения В. О. Ковалевского и Г. Зейдлица

Уже в начале 70-х годов XIX в. классический дарвинизм получил в России блестящее развитие. В эти годы В. О. Ковалевский и Г. Зейдлиц выступили не только как последовательные сторонники этой формы дарвинизма, но и успешно работали над ее усовершенствованием.

Рассматривая причины эволюции, Ковалевский исходил из того, что наследственная изменчивость характеризуется неопределенным, а не приспособительно-направленным характером. Вместе с тем, работая с ископаемыми млекопитающими, он не мог не обратить внимания

на значение для эволюции индивидуальной приспособляемости, связанной с тем, что мы теперь относим к области «активности фенотипа». Основным фактором эволюции, по Ковалевскому, является естественный отбор. Ведущими же факторами отбора выступают биотические отношения. Эволюция копытных, как показал Ковалевский, осуществлялась отбором в условиях смены преимущественно лесных ландшафтов на степные. Направление отбора изменялось из-за смены пищи (распространение ксероморфной травянистой, особенно злаковой растительности), а также в связи со сменой хищников и способов их охоты и появлением новых конкурентов среди травоядных животных.

В диссертации об остеологии Anchitherium aurelianense Cuv. процесс редукции боковых пальцев у гиппарионов и происходящие при этом преобразования костей конечностей, по Ковалевскому (1873), совершался путем проб и ошибок, «изменение было достигнуто понемногу, после целого ряда поколений, которые вывихивали себе ноги вследствие несовершенной формы нижней головки metacarpale medium» (стр. 50).

Принцип дивергентной эволюции был полностью воспринят Ковалевским, так как изученные им филогенезы копытных хорошо подтверждали его реальность. Выдвинутое же им понятие об «адаптивной иррадиации групп» более полно выражало сущность происходящих процессов, чем термин Дарвина — «расхождение признаков». Адаптивная иррадиация групп ослабляет конкуренцию между близкими формами и позволяет потомкам захватывать новые местообитания.

А. А. Борисяк (1928) писал, что «по своим взглядам Ковалевский, как и большинство эволюционистов того времени,[3] был правоверным дарвинистом. Теперь, через полвека, вряд ли возможно такое мировоззрение после тех огромных успехов, которые сделаны за это время в области изучения изменчивости, приспособления и наследственности. Но для своего времени точка зрения Ковалевского являлась наиболее передовой» (стр. 123). В те годы сам Борисяк стоял на ортоламаркистских позициях и как многие палеонтологи 20-х годов считал, что принцип адап-

[3] В 70-х годах прошлого века большинство биологов было эволюционистами, но утверждение Борисяка, что большинство эволюционистов было «правоверными дарвинистами», вряд ли соответствует действительности.

тивной радиации групп, выдвинутый Дарвином и развитый Ковалевским, устарел и должен быть заменен принципом эволюции по одному или немногим заранее обусловленным направлениям. Однако, характеризуя Ковалевского как «правоверного дарвиниста», Борисяк был совершенно прав. Многие же другие палеонтологи (О. Абель, Ш. Деперс, К. Циттель и др.), очень высоко ценившие Ковалевского как основателя эволюционной палеонтологии, ошибочно причисляли его к школе неоламаркизма. Такие заключения основывались на неудачных формулировках в его работах, включавших ламаркистски звучащие метафоры («стремление к редукции», «непреодолимая тяга к однопалости» и т. п.). Л. Я. Бляхер (1959) справедливо критикует попытки толковать некоторые высказывания Ковалевского в ламаркистском духе: «Приписывать Ковалевскому склонность к ламаркистскому объяснению эволюционного процесса нет решительно никаких оснований» (стр. 72). Правильно, что Ковалевский «считал дарвинизм не одной из возможных точек зрения, а единственным научным принципом» (стр. 71).

Основываясь на строго дарвинистских представлениях о причинах эволюции, Ковалевский разработал несколько новых понятий и установил новые закономерности эволюции. Самое важное из них — учение об *адаптивном и инадаптивном направлениях эволюции*. Оба эти направления осуществляются отбором и, следовательно, приспособительны. Но в одном случае преобразование затрагивает всю систему корреляций организма, а не ограничивается только той его рабочей структурой, которая непосредственно связана с адаптивным актом (например, дистальная часть конечности копытных). Редукция пальцев исходной четырехпалой конечности протекает так, что строение запястья, предплюсны, скелета конечностей в целом, всего скелета, мускулатуры, нервной и всех других систем животного изменяется в достаточно полном согласии с инициальным преобразованием (в данном случае — с редукцией пальцев). При таком преобразовании целостность организма сохраняется на высоком уровне или еще более возрастает. Адаптивные (в смысле Ковалевского) преобразования лежат в основе арогенной эволюции (Завадский, 1967а, 1967б, 1971а), и во избежание смешения понятий их следовало бы называть «координированной эволюцией». Такое направление эволюция приобретает при не

слишком сильном давлении отбора. Соответственно, при «координированной эволюции» преобразования идут значительно медленнее, чем при инадаптивной (в смысле Ковалевского), или «дискоординированной» эволюции.

Если интенсивность отбора возрастает, эволюция может приобрести высокий темп, слишком высокий, чтобы старые адаптивные системы могли быть перестроены в полном соответствии со вновь возникшими адаптивными образованиями. Так возникает большая или меньшая дискоординация между системой уже существующих адаптаций и вновь возникшей адаптацией, и эволюция приобретает инадаптивное направление. Орган (или его часть), непосредственно взятый под жесткий контроль отбора, быстро перестраивается адаптивно, но из-за отставания в перестройке других органов (или частей органа) при этом нарушается система корреляции организма как целого. Ковалевский показал, что быстро протекающая 1-я фаза инадаптивной эволюции (приобретение новой адаптации) ведет к кратковременному процветанию группы (2-я фаза процесса), пока негативная сторона таких скороспелых адаптаций еще не успевает проявиться. На 3-й фазе процесса при наличии достаточно напряженной конкуренции со стороны групп, эволюирующих в направлении координированных перестроек, или под напором прямых селективных сил в виде более сильных хищников инадаптивные группы вымирают. Быструю инадаптивную эволюцию Ковалевский (1875) считал «примером слишком поспешного и поэтому бесплодного прогресса» (стр. 16). Однако, как показал ученый, вымирание групп с типично инадаптивной организацией конечностей не является каким-то фатальным процессом. В отсутствие конкурентов и врагов такие типично инадаптивно организованные группы, как тапиры, существуют и до наших дней. Эволюционная перспективность таких групп мала, и при усиленном давлении отбора немедленно выявляются недостатки (инадаптивность) их организации. В монографии рода Anthracotherium вымирание инадаптивных групп копытных совершенно четко связывалось не с самим инадаптивным строением, а с давлением лучше организованных конкурирующих групп (Kowalevsky, 1873, 1874).

Значительный интерес для эволюционной теории представляет введенное Ковалевским понятие *о кульмини-*

ровании и *кульминационных пунктах* в эволюции группы. Если однажды начался процесс редукции пальцев в связи с приспособлением четырехпалых конечностей к бегу на открытых пространствах с уплотненным грунтом, то он не может пойти дальше однопалости. Кульминация — это теоретически и фактически крайний предел возможных изменений органа. Явление кульминации наиболее выпукло предстает в изменениях количества органов (частей и т. п.), в процессах олигомеризации и концентрации. Во всех случаях олигомеризации естественным пределом эволюции является сохранение единственного (или парного) органа. Закономерность кульминирования действует и в тех случаях, если в процессе интенсификации функций ее параметры приближаются к теоретически (физически или конструктивно) возможным для данного материала (например, удельная энергоемкость АТФ, или сила сокращения поперечнополосатой мышцы, не может быть выше определенной величины, сколько бы ни было это биологически целесообразно и необходимо).

Понятие о кульминировании до сих пор остается малоразработанным. Отчасти это объясняется нежеланием эволюционистов сближаться с проблемами, имеющими «финалистический» привкус. Сам Ковалевский поставил проблему кульминирования в чисто дарвинистском плане, и движение в сторону кульминационного пункта (по Ковалевскому) — результат селективного процесса. Сама фаза кульминирования также целесообразна и поддерживается отбором.

Новым словом для теории эволюции была констатация существования самого феномена кульминирования. В этом понятии фиксировалось фундаментально новое явление. Оказалось, что каждое конкретное направление эволюции той или иной структуры или функции имеет предел, далее которого изменения физически невозможны.

Прекращение эволюции данного органа в данном направлении при кульминировании тесно связано с прекращением эволюции при персистировании группы. Введение этих понятий в эволюционную теорию обогащало ее новым диалектико-материалистическим содержанием, подчеркивало противоположность дарвинизма плоскоэволюционным воззрениям, с точки зрения которых эволюция — монотонно текущий процесс непрерывных изменений.

Значительный интерес представляет идея Ковалевского о подразделении признаков на жизненно важные, т. е. первостепенно необходимые, и на «признаки роскоши», появляющиеся, «когда вполне разрешены все жизненно важные вопросы». Пока адаптация жизненно важных органов несовершенна, идет отбор на улучшение только этих органов. У копытных это были редукция пальцев и сопряженные процессы редукции скелета конечностей, преобразование зубного аппарата к перетиранию ксероморфных растений, адаптация желудка и т. п. После того как перестройка к условиям жизни в степях получает известное завершение и комплекс жизненно важных адаптаций становится совершенным, открывается возможность для развития таких «признаков роскоши», как, например, рога. Такое расчленение адаптаций заслуживает дальнейшей разработки в связи с вопросом об эволюции основных внутривидовых отношений, в ходе которой может развиваться сложное турнирное оружие и другие доспехи, необходимые для полового отбора. Отбор на «признаки роскоши» возможен в условиях, когда отбор на жизнеспособность привел к высокосовершенной организации, обладающей необходимой избыточностью.

В превосходной работе Бляхера (1971б) был впервые открыт один важный этап в развитии классического дарвинизма. Речь идет о работах зоолога Зейдлица, прожившего в России первые 33 года жизни. Зейдлиц, вероятно, был первым в мире биологом, читавшим университетский курс дарвинизма (в Дерпте с 1869 по 1877 г.). В 1871 г. Зейдлиц издает курс дарвинизма в виде книги «Теория Дарвина». В этой работе учение Дарвина не только пересказывается и защищается. Автор выдвинул и оригинальные идеи, например, о разграничении форм отбора на однократный (Auslese), при котором адаптивное изменение может быть наследственным или ненаследственным, и на выживание массы организмов во многих поколениях, т. е. настоящий накапливающий естественный отбор (Naturzüchtung). Зейдлиц выделил поддерживающую (консервативную) форму отбора, при которой агенты отбора сохраняют ранее сложившийся тип вида. Высказывал он глубокие соображения и в пользу существования целесообразности, постоянно развивающейся и возникающей в качестве следствия отбора. Полемизируя с Бэром в связи с его возражениями против эффективности отбора, Зей-

длиц доказывал, что полезные изменения, как правило, будут распознаны и подхвачены отбором, несмотря на то что они составляют малочисленную примесь к массе особей среднего типа. Он подчеркивал, что отбор действует как массовая закономерность и тонкость выбора будет зависеть не только от величины изменений и численности населения (как полагал Бэр), но и от особенностей обстановки и качества избирательного действия агентов отбора.

В работе Бляхера подчеркивается уверенность Зейдлица в том, что изучение естественного отбора должно строиться на математической основе, путем вычисления вероятности выживания.

Важна работа, выполненная Зейдлицом в области критики антидарвинизма. Он выступал против идей М. Вагнера и правильно рассматривал изоляцию в качестве одного из факторов, входящих в состав условий или следствий отбора. Зейдлиц правильно понял, насколько далеко в сторону ламаркизма уклонялся Геккель, и в письме к нему утверждал: «Вы стоите по существу более на точке зрения ламарковского «прямого приспособления», чем дарвиновского «отбора врожденных особенностей» (см.: Бляхер, 1971б, стр. 13). Для истории дарвинизма интересна статья Зейдлица «Бэр и теория Дарвина», вошедшая составной частью в его работу «К эволюционной теории» (1876 г.).

§ 3. Критический дарвинизм И. И. Мечникова

Если не считать юношеской рецензии на «Происхождение видов», оставшейся неопубликованной до 1950 г., то основной работой Мечникова по теории эволюции является «Очерк вопроса о происхождении видов», появившийся в 1876 г. в пяти номерах журнала «Вестник Европы». Позднейшие выступления Мечникова на эту тему носили или общий характер («Борьба за существование в обширном смысле»), или же являлись небольшими заметками («Чествование Дарвина в Кэмбридже», «Дарвинизм и медицина»).

В рецензии 1863 г. 18-летний Мечников (1960) утверждал, что Дарвину не удалось привести убедительных фактов в пользу идеи изменяемости видов, что основные пункты теории Дарвина — учение о борьбе за существование и об естественном отборе, должны быть отвергнуты:

«Мы... должны признать несостоятельность его теории в самых главных, существенных ее положениях» (т. 4, стр. 20). Как видно, эта рецензия, написанная с юношеской запальчивостью, содержала недостаточно продуманную критику учения Дарвина, и позднее Мечников совершенно изменил свое отношение к дарвинизму. В 1876 г. он подчеркивал незыблемость основы дарвинизма — учения о борьбе за существование и естественном отборе: «Основа эта стоит так прочно, что вряд ли кто-либо сомневается в настоящее время в существовании естественного подбора» (там же, стр. 265). Однако Мечников отчетливо понимал, что изучение механизмов эволюции только еще начинается и «на первый план должен выступить вопрос о значении этого процесса в деле образования органических форм» (там же).

На первый взгляд и в работе 1876 г. отношение Мечникова к дарвинизму было слишком критичным. Так, например, он подчеркивал, что главной слабостью дарвинизма было то, что «фактические сведения о естественном подборе еще в высшей степени недостаточны, что с каждым днем ощущается все с большею силою» (там же, стр. 266). Дальнейшее развитие дарвинизма подтвердило правильность этого замечания. Именно сотни разносторонних экспериментальных работ по изучению отбора в природной обстановке и в модельных условиях, проведенных в XX в. начиная главным образом с 30-х годов, и создали современную, фактически обоснованную теорию естественного отбора. В 70-е же годы прошлого века положение дел было именно таким, каким его обрисовал Мечников.

В ряде мест Мечников подчеркивал «несостоятельность естественного подбора» (там же, стр. 269), «недостаточность одного этого фактора» (там же, стр. 271), отмечал, что «крупные факты действительной жизни органической природы не вяжутся с основными положениями теории подбора» (там же, стр. 273). Казалось бы, что перед нами законченный антидарвинист! Однако эти резкие слова в адрес теории отбора были направлены против догматического и некритического ее восхваления, против превращения селекционного принципа из научной проблемы в универсальную словесную отмычку, с помощью которой некоторые дарвинисты пытались объяснить любые явления, не исследуя их, а толкуя их «в свете»

идеи отбора. Мечников не раз подчеркивал, что действие в природе основных факторов и законов эволюции еще совершенно не изучено. Так, например, он писал, что «в науке собрано до такой степени мало фактов о борьбе за существование и причины победы до такой степени не исследованы, что... на каждом шагу приходится прибегать к косвенным доказательствам и удовлетворяться дедуктивными выводами» (там же, стр. 260). Теперь, через столетие, мы можем только удивляться парадоксальному состоянию дел с исследованием основных факторов эволюции. В XIX в. о них много спорили, но по существу их совершенно не исследовали. И это обстоятельство вполне справедливо подчеркивалось Мечниковым.

Свою окончательную позицию Мечников выразил следующим образом: на вопрос о границах действия естественного отбора «...дать вполне научный ответ в настоящую минуту не представляется никакой возможности... Ответ на вопрос о границах этого фактора и о признаках, образующихся помимо него, может составить цель исследования целого поколения ученых» (там же, стр. 274). В действительности на это потребовались усилия не одного, а целых четырех поколений ученых.

Трудно бывает установить, что же более способствует развитию науки — защита и прославление гипотезы, которая в конечном счете оказалась правильной, или же проявление по отношению к ней здорового скепсиса, выискивание слабых пунктов и выдвижение всевозможных возражений. По-видимому, именно в столкновении этих позиций и образуются импульсы, способствующие углубленному развитию теории.

Значительный интерес представляет критика Мечниковым вопроса о роли перенаселения в эволюции. По его мнению, положение о том, что отбор является следствием перенаселения (размножения в геометрической прогрессии), составляет «основной догмат дарвинизма» (там же, стр. 270). Если этот механизм в самом деле играет решающую роль в эволюции, «то следует ожидать, что в общих чертах сила его, проявляющаяся в образовании разновидностей и видов, должна идти параллельно с силой перенаселения» (там же, стр. 277). Однако такого параллелизма не наблюдается. Напротив, виды, постоянно живущие в условиях сильного перенаселения, такие как пресноводные растения, вроде ряски и элодеи, или рачки Artemia salina,

встречающиеся в лиманных соляных болотцах в громадной численности, не распадаются на ряд дивергирующих рас, а являются монотипическими и устойчивыми. С другой стороны, степень внутривидовой дифференциации, как правило, коррелирует не с жизнью в больших плотностях (как это наблюдается у саранчи и тараканов), а с широтою географического распространения, т. е. с расхождением признаков на основе образования местных рас. В итоге получается, что бо́льшая дивергенция наблюдается не у видов, живущих огромными скоплениями особей, а у видов широко расселенных, хотя и не столь многочисленных.

Не менее интересны и взгляды, высказанные Мечниковым о проблеме прогрессивной эволюции. Он исходил из того, что палеонтологические данные полностью доказывают «существование прогрессивного хода развития всего органического мира» (там же, стр. 291) и что филогенетический прогресс сделался «столь же несомненным, как и прогресс в развитии отдельной особи» (там же, стр. 203). Однако в отличие от Спенсера, Дарвина и других ученых, отождествлявших или очень сближавших эволюцию с прогрессом, Мечников разграничил их. Он был первым среди биологов-эволюционистов и философов, кому удалось четко сформулировать положение о том, что «развитие оказывается явлением гораздо более общим, чем прогресс» (там же, стр. 295), что «прогресс составляет только частный случай» (там же) эволюции, при котором приспособительные преобразования направляются в сторону усовершенствования организации, связанного прежде всего с его усложнением.

Значительным вкладом в проблему путей (направлений) эволюции было четко проведенное Мечниковым расчленение эволюции в сторону повышения уровня организации (прогресса), понижения его (регресса) и адаптивных преобразований, происходящих как бы в одной плоскости, т. е. без повышения или понижения уровня организации. Последнее направление было впоследствии названо А. Н. Северцовым идиоадаптацией, а позднее аллогенезом. Не все поняли подлинное значение этой идеи Мечникова и, например, Давиташвили (1956) смешивает понятие об эволюции в одной плоскости с понятием о персистировании (стр. 57). Пытаясь отвергнуть научное значение понятия о персистировании на том ос-

новании, что оно противоречит основным представлениям об эволюционном процессе, Давиташвили неодобрительно отзывается и о понятии об эволюции в одной плоскости.

Нет сомнения, что Мечникову в 70-х годах XIX в. удалось настолько глубоко поставить и так правильно расчленить проблему путей эволюции, что следующий, столь же существенный шаг в этом направлении был сделан только А. Н. Северцовым чуть ли не полвека спустя. Такие теоретики дарвинизма, как Тимирязев, в 70-е годы стояли еще на позициях отождествления понятий развития (эволюции) и прогресса. Важным вкладом были также развитые Мечниковым идеи о борьбе за существование и в особенности о роли перенаселения в эволюции (см. подробнее § 4).

Существенно также было представление Мечникова об эволюционном значении плодовитости. Высокая плодовитость, отмечал он, является не столько причиной, вызывающей борьбу за существование, сколько следствием большой смертности. Данный уровень плодовитости является адаптацией, направленной на поддержание существующей численности вида.

Мысль Мечникова была прикована прежде всего к еще нерешенным проблемам эволюционной теории. Как и многих биологов, Мечникова занимали причины того, что признаки, наиболее существенные в процессе борьбы за существование и отбора, далеко не всегда совпадают с признаками «наибольшей морфологической важности» (1960, т. 4, стр. 268).

Несмотря на то, что тема о Мечникове как эволюционисте исследована усилиями многих специалистов (Догель и Гайсинович, 1950; Белкин, 1958; Поляков, 1960; Гайсинович, 1970, и др.), все же она еще нуждается в более глубокой и подробной разработке. Этой теме должны быть посвящены специальные монографии.

Мы осветили лишь некоторые материалы о роли Мечникова в развитии теории эволюции, которые дают возможность сделать лишь общие и схематические выводы. Поляков (1960) в общем справедливо считает, что Мечникова следует «с полным правом отнести к классикам дарвинизма». Однако при этом следует сделать оговорку. Дело в том, что свойственный Мечникову критический склад мышления в некоторых случаях приводил его

к ошибочным заключениям (например, о необходимости поисков особого внутреннего закона развития, действующего якобы помимо естественного отбора).

§ 4. Проблема борьбы за существование

Вопрос о борьбе за существование как факторе эволюции привлек особое внимание отечественных ученых. Нами уже отмечалось, что экспериментальное изучение борьбы за существование впервые было предпринято Левановским (1871, 1873), что Тимирязев в конце столетия предложил изъять это «несчастное» выражение из научного обихода и заменить его термином «элиминация». В этом разделе будут рассмотрены взгляды русских авторов, развивавших, дополнявших и критиковавших учение Дарвина о борьбе за существование. В качестве введения приводится краткая оценка учения Дарвина о борьбе за существование.

Термин «борьба за существование» Дарвин использовал в качестве метафоры. Ею он обозначил совокупность разнообразных взаимозависимостей и отношений, в которые вступают организмы каждого поколения любого вида животных и растений со всеми условиями окружающей косной (абиотической) и живой среды и между собою. При этом Дарвину важно было найти природный аналог действиям человека как фактора искусственного отбора, т. е. его интересовали эволюционные следствия процесса борьбы за существование. Ему важно было удостовериться в том, что в результате всех этих взаимодействий и зависимостей население каждого вида в каждом поколении может отмирать не случайно, а избирательно.

В результате преимущественной гибели (или же бесплодия, а также понижения плодовитости) какой-то части населения переживают «победители», т. е. возникает естественный отбор особей, оказавшихся в этих ситуациях наиболее выживающими (т. е. приспособленными). Дарвин сознавал, что борьба за существование может складываться и в таком направлении, которое поведет к переживанию «типичных» представителей вида (или, как сейчас принято именовать — представителей «адаптивной нор-

мы»). Но главный тезис его теории состоял в утверждении, что в результате борьбы за существование закономерно возникает тенденция к избирательному переживанию форм, отклоняющихся от среднего типа вида (от старой адаптивной нормы).

Дарвина, видимо, очень заботил вопрос о возможности эволюции в условиях относительно стабильной абиотической среды и сложившихся экосистем. В этих условиях ведущую роль приобретают противоречия, возникающие внутри вида, вернее, внутри той части населения вида, которая живет совместно, образуя то, что ныне называют «местной популяцией» (Завадский, 1961, 1968). Повышение степени приспособленности, по Дарвину, ведет к проявлению потенциальной способности каждого вида к росту численности в геометрической прогрессии, к перенаселению, к обострению борьбы за существование и, наконец, к преимущественному переживанию форм, способных перенести эти условия, выйти из борьбы или же ослабить ее напряжение. В этих условиях чаще переживать будут формы, уклоняющиеся от родительского (исходного, «среднего») типа. Высокая же смертность «типичных» особей приводит, как полагал Дарвин, к экологической дифференциации вида, к его расчленению на две или несколько подгрупп, которые все менее и менее взаимодействуют между собою. Процесс такой радиации форм может привести к образованию новых рас и видов.

Как мы теперь знаем, борьбой за существование Дарвин назвал реально существующие противоречия живого с живым и с косной средой. В полном согласии с фактами стоит утверждение Дарвина о том, что эволюция осуществляется на основе разрешения внешних и внутренних противоречий при ведущем значении внутренних противоречий. В состав последних входят как взаимодействия между видами, составляющими одну экосистему (хищниками и жертвами, продуцентами и консументами, паразитами и хозяевами, видами, конкурирующими за пищу, пространство, места размножения и т. п.), так и взаимодействия внутри одного вида. Теперь нам известно, что все формы противоречий в конечном счете преломляются и проявляются через внутрипопуляционные и внутривидовые противоречия, связанные с активными или пассивными формами биологической конкуренции

(т. е. соревнования или состязания по степени приспособленности).

Изучением борьбы за существование ныне занимаются несколько специальных отраслей биологии (экология, этология, биоценология). Во времена же Дарвина существовали только отрывочные и неполные описания некоторых простейших случаев борьбы за существование. Преобладали общие рассуждения, больше опиравшиеся на логические построения, чем на результаты конкретных наблюдений и тем более экспериментальных исследований. Дарвин четко указал на наличие в живой природе материальных противоречий, с необходимостью ведущих к естественному отбору. Вместе с тем в его представлениях о борьбе за существование имелись и некоторые слабости, связанные не с отсутствием знаний, а с недостаточной четкостью самой постановки вопроса.

Во-первых, это касается определения терминов «борьба за жизнь» (the struggle for life), «борьба за существование» (the struggle for existence) и конкуренция, соревнование, или состязание (the competition, а иногда «the race») (Зеликман, 1966). Некоторая расплывчатость в употреблении этих терминов и не всегда ясное расчленение их содержания привели к тому, что в течение десятилетий возникали терминологические недоразумения и бесплодные дискуссии. Вполне естественно, что попытки уточнения этой проблемы в первую очередь касались лучшего определения и более четкого расчленения понятий.

Во-вторых, Дарвин не предложил классификации форм борьбы за существование. По существу он ограничился лишь примерами, из которых видно, как широко он трактовал это понятие. Поэтому еще при жизни Дарвина были сделаны попытки классификации форм борьбы за существование.

В-третьих, как это подчеркнул Энгельс, взаимодействие живых существ включает как сотрудничество, так и борьбу: «...уже в области природы нельзя провозглашать только одностороннюю „борьбу“ (Маркс и Энгельс, Соч., т. 20, стр. 622). «Взаимодействие мертвых тел природы включает гармонию и коллизию; взаимодействие живых существ включает сознательное и бессознательное сотрудничество, а также сознательную и бессознательную борьбу» (там же). Нельзя сказать, что Дарвин совершенно

игнорировал явления сотрудничества и кооперации в живой природе. Он учитывал существование «социальных растений», много внимания уделял механизмам эволюции колониальных насекомых и в связи с этим сформулировал представление об отборе, «применяемым к семье, а не к особи», и т. п. Но всецело захваченный идеей «борьбы», Дарвин действительно даже не поставил вопроса о сотрудничестве и кооперации как факторах эволюции.

В-четвертых, Дарвин недостаточно четко поставил вопрос о значении для эволюции «мальтузианского фактора», т. е. высоких плотностей населения или перенаселения, и некоторые спорные и неясные формулировки вызвали ожесточенные дискуссии и нападки на дарвинизм, продолжавшиеся целое столетие. К ним относится само упоминание о Мальтусе, утверждение, что борьба за существование неизбежно вытекает из стремления каждого организма размножиться в геометрической прогрессии, утверждение, что у каждого вида рождается гораздо больше особей, чем то их число, какое «может выжить», и, наконец, формулировка о наибольшей ожесточенности внутривидовой борьбы. Именно этот пункт учения Дарвина вызвал, видимо, наибольшие разногласия среди дарвинистов и уже в XIX в. были сделаны попытки его уточнения и изменения.

В задачу нашей работы не входит обсуждение вопроса о влиянии дарвинизма на социологические учения и критика социал-дарвинизма, расцветшего во второй половине XIX в. Но не следует забывать о том, что яркоокрашенным и неприятным фоном обсуждения чисто биологических проблем борьбы за существование была крикливая социал-дарвинистская популяризация этого учения. Надо учитывать также и значительную силу воздействия социал-дарвинистских идей на умы многих биологов, среди которых были даже такие дарвинисты, как Геккель.

В «Происхождении видов» не было специальных формулировок с перечнем форм борьбы за существование. Впервые в литературе четыре формы борьбы были вычленены Тимирязевым (1865), который различал «борьбу со средою, борьбу между особями одного вида, борьбу между различными видами, борьбу с прямыми врагами» (1939, т. 7, стр. 144). Прежде всего он заботился о передаче точного смысла учения Дарвина и не ставил перед собою задач его исправления или дополнения. Перечислив формы

борьбы за существование, он считал (видимо) свою задачу чисто комментаторской.

Новая группировка материала и его рациональная классификация хотя и не является главной задачей науки несомненно существенно способствует ее развитию. Пример с классификацией форм борьбы за существование показывает, что Тимирязев и в пересказе способен был творчески подойти к обсуждаемой теории. Нам неизвестно, чтобы кто-либо писал, что Тимирязев впервые вычленил формы борьбы за существование, и это на первый взгляд справедливо, так как он лишь упорядочил то, что имелось в труде Дарвина. Посмотрим, однако, на этот вопрос с точки зрения установления приоритета. Спустя почти полвека появилось расчленение борьбы за существование на конституциональную (с силами мертвой природы), межвидовую и внутривидовую (Plate, 1913). И, как это иногда бывает, еще через треть века Шмальгаузен (1946) уже следует «наиболее известным попыткам» (стр. 249) расчленения борьбы за существование, ссылаясь на Ллойда Моргана и Плате.

На вопрос о принципиальных преимуществах классификации Плате перед классификацией Тимирязева надо ответить отрицательно. Плате не расчленяет борьбу на прямую и косвенную (конкуренцию), а Тимирязев, правда, не совсем последовательно, но делает это (выделив в особый класс прямую борьбу с врагами). В итоге получается, что именно Тимирязева следует признать первым ученым, сделавшим попытку вычленить основные формы борьбы за существование.

Вслед за Тимирязевым расчленил борьбу за существование на внутривидовую, межвидовую и борьбу с физическими условиями среды Леваковский (1871). Это классификация уже полностью предвосхищала ту, которую более чем через 40 лет выдвинул Плате. В 1873 г. выступил по этому вопросу Бекетов (см. ниже).

Позднее (в 1876 г.) Мечников (1960) перечислил главные «моменты» борьбы за существование: «1) конкуренция между особями одного и того же вида; 2) конкуренция между особями различных видов; 3) борьба между особями различных видов (например, борьба хищного с травоядным); 4) борьба между живыми существами и стихиями (борьба против холода, засухи и пр.)» (т. 4, стр. 252).

Историки творчества Мечникова очень высоко оценили этот перечень. Они писали, что он «дает превосходную классификацию форм борьбы за существование» (Догель и Гайсинович, 1950, стр. 713), что заслуга Мечникова «заключается в понимании необходимости расчленения понятия борьбы за существование» (Поляков, 1960, т. 4, стр. 413) и что классификация Мечникова оригинальна (Гайсинович, 1970). При этом упомянутые авторы и не пытались сопоставить предложение Мечникова с аналогичными предложениями его современников и соотечественников — Тимирязева, Леваковского и Бекетова. Если бы это было сделано, значительная доля похвал, адресованных Мечникову, досталась бы иным лицам.

Здесь уместно заметить, что при анализе творчества отдельных авторов больше внимания должно уделяться сопоставлению их взглядов со взглядами других ученых, работавших над теми же вопросами. Что же касается оценки существа классификации Мечникова, то новым (по сравнению с классификацией Тимирязева) в ней было лишь употребление термина «конкуренция». Однако раньше Мечникова этим термином («competition») широко пользовался сам Дарвин.

Большой интерес представляют идеи, развитые Бекетовым в статье «О борьбе за существование в органическом мире», написанной с ортодоксально-дарвинистских позиций.

В начале этой работы Бекетов (1873) подчеркивает, что борьба за существование — «выражение иносказательное», под которым разумеется «взаимодействие общефизических сил» (стр. 563). Бекетов развивает мысль о том, что открытый Дарвином процесс борьбы за существование представляет собою частное выражение универсального закона природы — закона взаимодействия, отражающего внутреннюю противоречивость природы (стр. 583 и др.). Интересны и соображения о необходимости расчленения двух форм борьбы за существование. Исходя из того, что жизнь построена на двух процессах — питании и размножении, Бекетов сделал вывод, что «органы питания служат растению орудиями борьбы за существование его особи, а органы размножения — орудиями для борьбы за существование всего вида» (стр. 567). Естественно, что Бекетов начал поиск общефизических причин, лежащих в основе борьбы за существование, и сделал попытку сфор-

мулировать «элементарный закон материальной природы» (стр. 573), из которого однозначно следует необходимость борьбы за существование. Этот закон был им выведен из принципа «непроницаемости тел природы» и гласил, что «одно и то же пространство не может быть одновременно занято двумя телами. Пространство на земной поверхности ограничено, а число организмов в этом пространстве не может быть бесконечно» (там же). По Бекетову, борьба за существование с неизбежностью вытекает из этого закона, так как на каждую точку земной поверхности приходится по многу зародышей. Таким образом, Бекетов пытался вывести необходимость борьбы за существование из постоянно существующей возможности перенаселения. Как ботаник главное внимание он обратил не на ограничение возможностей добычи пищи или захвата мест для размножения, а на фактор пространства.

Оценивая эту работу Бекетова, следует поддержать его толкование борьбы за существование в широком смысле слова как частного проявления всеобщего закона взаимодействия систем, т. е. как биологической формы универсального процесса материальных противоречий. Правильно поставил он вопрос и о необходимости разграничения процессов, направленных на сохранение жизни данной особи (мы бы сказали — активность индивида, направленная на самосохранение), т. е. тех реакций, которые Дарвин назвал «борьба за жизнь», и процессов, направленных на сохранение вида, связанных с размножением и с взаимодействием между множеством индивидов. Однако это разграничение Бекетовым только намечено и не доведено до классификации форм борьбы за существование или до введения новых понятий.

Иные мотивы прозвучали в речи Бекетова (1882) «Дарвинизм с точки зрения общефизических наук». Раздел, посвященный борьбе за существование, начинается в критическом ключе: «Дарвинистами совершенно упущено из вида элементарное физическое начало, которое заложено в основании того, что называется жизненным состязанием, а следовательно, и всего учения о естественном отборе» (стр. 97). Далее утверждается, что Дарвином «смешиваются два обстоятельства. . .: отношение организмов к внешним общефизическим деятелям, то, что можно действительно назвать борьбою за существование, и антагонизм между самими организмами — собственно жизненное сос-

тязание» (стр. 98). Для борьбы за существование в этом новом суженном смысле нужно лишь «два фактора: жизнь и общефизические внешние силы», тогда как для осуществления жизненного состояния «требуются еще два новых фактора: размножение в геометрической прогрессии и ограниченность пространства» (там же). Однако тут же Бекетов пишет, что «жизненное состязание есть частный случай борьбы за существование» (там же), т. е. уже не разграничивает их, а соподчиняет. Очевидно, что в этом случае Бекетов пользуется термином борьба за существование не в своем (узком), а опять в дарвиновском широком смысле и этим несколько запутывает свое изложение.

Причиной жизненного состязания признается закон непроницаемости материи при ограниченности пространства (стр. 101). Уточняя понятие о жизненном состязании, Бекетов почему-то исключает из него все межвидовые противоречия: «под понятие о жизненном состязании нельзя подводить и борьбу разнородных организмов между собой, ибо они относятся друг к другу как борющиеся, а не как состязающиеся: баран и напавший на него волк не состязаются, а борются» (стр. 99). Не замечая ошибки в собственных рассуждениях, Бекетов и здесь вновь упомянул о «смешении понятий» в трудах дарвинистов. Явная ошибка Бекетова в этом случае заключалась в подведении всех межвидовых отношений под формулу «борьбы». Как мог он проглядеть широко распространенное в межвидовых отношениях жизненное состязание, например между разными видами травоядных животных, между разными видами хищников, между разными видами древесных в смешанных лесах, и свести его к отношениям прямой борьбы? Рассуждая о последствиях жизненного состязания, Бекетов утверждал, что ими «является равновесие» (стр. 102). Жизненное состязание «это есть борьба за равновесие» (там же) или это «есть только один из регуляторов равновесия, преобладающего в природе» (стр. 104). Вместе с тем жизненное состязание, как считал Бекетов,— единственная причина естественного отбора. Вопрос о соотношении между двумя последствиями жизненного состязания — равновесием и противоречием, к сожалению, Бекетовым не был поставлен. Из его же слов о «преобладающей» роли равновесия в природе и том, что борьба происходит «за равновесие», можно сделать заклю-

чение, что в этой работе Бекетов сделал большой шаг от дарвинизма с его признанием противоречий в качестве материальных основ развития к механистическим сторонам ламаркизма и к жоффруизму.

Вопрос о значении взаимопомощи в эволюции был поставлен К. Ф. Кесслером в статье «О законе взаимопомощи» и в статье П. А. Кропоткина «Взаимопомощь среди животных» (1890 г.).[4]

Кесслер (1880) исходил из того, что Дарвин «слишком налегает на борьбу за существование» (стр. 128). Кроме того, Кесслер считал ошибочным включать в понятие борьбы за существование отношение организмов со средою и предлагал ограничить его только конкурентными отношениями между организмами. Именно конкуренция между близкими формами может, по его мнению, приводить к расхождению групп. В основе конкуренции лежит противоречие между потребностью к питанию и нехваткой пищи или же различия в активности организмов и способности к захвату пищи.

Но в живой природе существует и другая столь же фундаментальная потребность — стремление к размножению. Эта потребность, как утверждал Кесслер, всегда ведет к сближению особей между собою и поэтому является основой взаимопомощи. Взаимопомощь выступает как важный фактор эволюции и должна быть возведена в ранг закона. По Кесслеру (1880), закон взаимопомощи и борьба за существование дополняют друг друга, но «закон взаимной помощи... гораздо более важен..., чем закон, который заставляет особи бороться друг с другом» (стр. 124).

Идеи Кесслера о взаимопомощи встретили сочувственный отклик Бекетова (1882), подчеркнувшего, что этому закону Кесслер «придавал большее значение, чем самому принципу борьбы за существование» (стр. 104). Как пола-

---

[4] Эта статья была напечатана в двух номерах английского журнала «Nineteenth Century», а впоследствии вошла в качестве 2 первых глав в книгу Кропоткина «Взаимная помощь как фактор эволюции» (англ. изд. в 1902 г.; русское, исправленное автором, в 1907 г.). Бо́льшая часть этой книги посвящена социологическим вопросам и заполнена суждениями, хотя и представляющими нечто противоположное социал-дарвинизму, но вместе с тем и глубоко родственное ему по подходу к предмету: сведению социальных процессов к чисто биологическим законам.

гал Кесслер (1880), взаимопомощь не всегда исключает все формы борьбы за существование, она снижает остроту или вовсе исключает внутривидовую конкуренцию, но во многих случаях стимулирует и облегчает межвидовую борьбу. Чем лучше организована внутри вида взаимопомощь, «тем более упрочивается существование вида» (стр. 131) и облегчается борьба с другими видами. В итоге Кесслер приходит к выводу, что ведущими отношениями внутри вида является взаимопомощь, а между видами — борьба за существование.

Утверждение о большом значении взаимопомощи в эволюции было дополнением дарвинизма и существенным исправлением известной односторонности формулировок Дарвина о борьбе за существование. Но Кесслер пошел дальше—противопоставил борьбу (т. е. противоречия) гармонии (т. е. взаимопомощи) и объявил, что развитие и прогресс связаны не с противоречиями, а с гармоническими отношениями внутри вида. Такая позиция была отрицанием сущности дарвинизма, согласно которой именно внутривидовые противоречия с необходимостью вызывают эволюцию, а межвидовые действуют и проявляются через внутривидовые.

Принципиальной ошибкой Кесслера явилось утверждение, что внутренние противоречия менее значимы для развития, нежели отношения гармонии.

Кропоткин утверждал, что он только дополняет учение Дарвина, однако содержание его работы скорее было призвано устранить учение Дарвина. Если бы эволюция, как утверждал Кропоткин, была основана исключительно или же преимущественно на переживании организмов, наиболее приспособленных к условиям голодовок во время холодов, засух или к периодам других бедствий, то главным ее направлением был бы не прогресс, а регресс организации. Индивиды, которым удалось пережить лишения, ни при каких условиях не являются наиболее сильными, т. е. победителями в борьбе за существование, в смысле Дарвина. Кропоткин полагал, что из тяжелых испытаний все они выходят больными и истощенными и чем длительнее протекают невзгоды, тем менее пережившие их организмы становятся пригодными для продолжения жизни вида.

Как мы знаем теперь, отбор к условиям даже самых сильных зимних холодов вызывает разнообразные адаптации отнюдь не регрессивного характера (накопление жирового депо, усовершенствование шерстного или перьевого покровов, увеличение холодоустойчивости на клеточном уровне, выработка адаптивного поведения путем зарывания в снег, усиления двигательных реакций или же, напротив, зимней спячки и т. п.). Известно, как многообразны адаптации к условиям засухи и все они отнюдь не регрессивны. В условиях голодания вырабатываются такие существеннейшие адаптации, как экономичность обмена, регулирование плодовитости или его снижение, компенсирующее рост численности и плотности популяции, способность использовать новые пищевые источники и т. п. (Завадский, 1957а, 1968; Шмальгаузен, 1969). Поэтому вывод Кропоткина в целом надо признать ошибочным. Бывают, конечно, случаи бедственной массовой бескормицы, после которой выжившие особи выходят ослабленными и больными. Обсуждая этот случай, Кропоткин безосновательно приписывает Дарвину мысль о каких-то особых «сверхорганизмах» — победителях в борьбе за существование. Не только из общего смысла теории Дарвина, но и из буквы его учения о борьбе за существование следует, что если переживают даже ослабленные и больные особи, то их потомство может оказаться более способным противостоять невзгодам, погубившим массу средних особей. Нельзя признать правильной и попытку Кропоткина приписать Дарвину мысль, что борьба за существование сводится к непрерывным бедствиям и к убийственным невзгодам. Дарвин упоминает о возможности сезонных бедствий (половодье, сильные холода, зимняя бескормица и пр.), о трудностях существования вида на краю климатического ареала и т. п., но борьбу за существование он никогда не сводил к этим видам отношений, подчеркивая широкий смысл, вкладываемый им в это выражение.

Иную интерпретацию идей Кропоткина можно найти у Соболя (1958), который писал, что Кропоткин «вовсе, как это часто неправильно понимают, не противополагал понятие взаимопомощи понятию борьбы за существование, а лишь доказывал, что взаимопомощь в мире животных представляет одну из форм борьбы за существование, а при этом правильно ссылался на дарвиновское понима-

ние борьбы за существование» (стр. 26). Однако Кропоткин четко проводил мысль о том, что в результате внутривидовой борьбы за существование происходит не естественный отбор на основе переживания победителей, а всеобщее угнетение. Такие организмы не могут стать основателями новых рас и видов, как это полагал Дарвин. В качестве примера Кропоткин приводил случай с лошадьми, пережившими в Монголии зимнюю бескормицу при табунном содержании. Лучшие экземпляры таких «победителей» были так ослаблены, что уступали самым заурядным особям, не испытавшим борьбы за существование. На примере быстрого размножения рогатого скота и лошадей в прериях Северной Америки, уже заселенных аборигенами — бизонами, Кропоткин (1907) проводит мысль, что вопреки тезису Дарвина о перенаселении в природе фактически существует недоселение: «недостаточность животного населения представляет естественное положение вещей» (стр. 80).

В противоположность Дарвину Кропоткин утверждал, что численность вида «понижается не путем соперничества и взаимной борьбы, что ни в какое время года им не приходится бороться из-за пищи и что если они никогда не размножаются до степени перенаселения, то причина этого лежит в климате, а не во взаимной борьбе из-за пищи» (стр. 81, 82).

Кропоткин пришел к выводу, что внутри видов существуют отношения полной гармонии, а все противоречия касаются только межвидовых отношений и отношений организмов к абиотическим факторам. Все множество приспособлений, писал Кропоткин, существует только для борьбы «против неблагоприятных климатических условий или против различных врагов» (стр. 21). Мы тщетно будем искать «обостренного соперничества между животными одного и того же вида, к которому приготовило нас чтение работы Дарвина» (там же). «Избегайте состязания! Оно всегда вредно для вида, и у вас имеется множество средств избежать его! Такова тенденция природы, не всегда ею вполне осуществляемая, но всегда ей присущая» (стр. 86).

Из сказанного следует, что толкование Соболя необоснованно. Кропоткин не только подчеркнул значение взаимопомощи в процессах борьбы за существование. Он противопоставил свою концепцию внутривидовой гармонии

дарвиновскому пониманию внутривидовых противоречий как ведущих противоречий эволюционного процесса. В результате хотя Кропоткин и хотел дополнить дарвинизм, но на деле он выступил против основного его положения.

В заключение этого раздела кратко остановимся на интересных идеях о борьбе за существование, высказанных С. И. Коржинским в конце 80-х годов.

Коржинский был одним из первых биологов, сделавших попытку перейти от общих рассуждений о борьбе за существование к применению этой идеи для объяснения конкретных процессов смены одних типов леса другими. Он был справедливо неудовлетворен тем, что в течение 30 лет учение о борьбе за существование оставалось лишь теоретическим представлением, не имеющим реального значения при обсуждении вопросов ботанической географии (1889; стр. 226), и что «биологи-дарвинисты не шли далее признания на словах истинности борьбы за жизнь» (1891, стр. 174).

Рассматривая причины смены одних видов древесных другими, Коржинский пришел к заключению, что хотя климат и другие физико-географические факторы и имеют значение, все же ведущую роль играют взаимные отношения между организмами в виде конкуренции, при которой в данных условиях внешней среды свойства одних растений дают им превосходство над другими: «изменения растительного покрова (т. е. его смены) могут происходить помимо всяких климатических влияний лишь в силу жизненных свойств конкурентов» (1891, стр. 163). Образование «растительной формации», по Коржинскому, происходит в процессе межвидовой борьбы за существование и отбора особей и рас как «наиболее жизненных и приспособленных к данным климатическим и почвенным условиям» (1889, стр. 78), так и наиболее приспособленных к сообитанию с другими особями и видами, т. е. способных существовать в качестве определенного элемента в составе «ассоциации видов» (стр. 79).

Приведенные в этом параграфе данные могут, видимо, в какой-то мере служить доводами в пользу утверждения о том, что во второй половине прошлого века отечественные биологи внесли немало нового в разработку вопроса о борьбе за существование.

§ 5. Отношение русских дарвинистов к ламаркизму

Много предстоит еще исследовать в вопросе об отношении русских дарвинистов к ламаркизму. Его анализ существенно необходим не только для характеристики эволюционных позиций отдельных ученых (и их изменений), но и для ненаписанных историй дарвинизма и ламаркизма в России. Ниже на нескольких примерах мы хотим показать, сколь сильны были расхождения среди дарвинистов в оценке ламаркизма и как существенно изменялись с течением времени и расходились взгляды на ламаркизм ряда выдающихся биологов дарвинистов.

В статье «Старый и новый ламаркизм», опубликованной в 1895 г., Холодковский (1923) склонялся к мысли, что «трудно себе представить, чтобы без особых внутренних причин, усложнивших строение органической субстанции, из небольшого числа почти однородных форм возникло только через борьбу за существование все обилие растительных и животных организмов» (стр. 36). По его мнению, именно «эта сторона ламаркизма наиболее солидна и наиболее имеет шансов удержаться в науке» (там же), в то время как учение Ламарка об унаследовании изменений путем упражнения или неупражнения органов является гораздо менее прочно обоснованным: «с этой стороны ламаркизм гораздо слабей» (стр. 37). Таким образом, в эти годы Холодковский считал, что именно ортоламаркизм с его идеей внутреннего закона усложнения организации в научном отношении более перспективен, чем другие объяснения эволюции, существовавшие в рамках неоламаркизма.

Вполне вероятно, что приведенное высказывание Холодковского было выражением несогласия с формулировками Тимирязева (1939), в которых содержалось одобрение совсем других сторон ламаркизма: «Зависимость же формы от среды, т. е. ту часть учения Ламарка, которая сохранила все свое значение, Дарвин признавал с самых первых шагов и чем далее, тем более придавал ей значение. Только соединение этой стороны ламаркизма с дарвинизмом и обещает полное разрешение биологической задачи» (т. 6, стр. 288). Впервые с подобными мыслями Тимирязев выступил в 1890 г. и повторил их в 1892—1895 гг. (в лекциях «Исторический метод в биологии»). Правда, позднее Тимирязев (1913а) изменил свою позицию и ог-

раничил положительную роль Ламарка только идеей о влиянии внешних условий на форму растений: «По отношению к растениям Ламарк стоял на строго научной почве фактов и высказанные им мысли сохранили полное значение и в настоящее время» (стр. 404). Однако теперь уже Тимирязев подвергает сомнению основные догмы учения Ламарка: «Более чем сомнительна возможность передачи изменений, приобретенных путем упражнения. Часто смешивают унаследование приобретенных признаков с унаследованием признаков, приобретенных упражнениями; если первый факт еще является предметом горячих споров, то второй можно считать опровергнутым или во всяком случае лишенным опоры» (стр. 405).

По мнению В. В. Зеленского (1896), ламаркизм не может претендовать на роль самостоятельной эволюционной теории и представляет ценность только в качестве составной части дарвинизма. Эту идею о включении отдельных сторон ламаркизма в состав дарвинизма Зеленский, видимо, заимствовал из известной речи Тимирязева (1890) о факторах органической эволюции, в которой говорилось, что «один только трезвый дарвинизм уделяет ламаркизму принадлежащее ему по праву место в науке» (стр. 96).

Большой интерес представляет изменение в сторону ламарко-дарвинизма взглядов на причины эволюции Бекетова. В 60—70-х годах он полностью разделял идеи дарвинизма. Так, Бекетов (1873) подчеркивал, что «великая заслуга Дарвина и Уоллеса заключается именно в том, что они указали на борьбу за существование и наследственность как на ближайшие причины естественного отбора, с помощью которого вырабатываются организмами всевозможные приспособления к окружающим условиям, а следовательно, определяется сама изменяемость органических форм» (стр. 582). Впоследствии же он все более становится на позиции дополнения дарвинизма механоламаркизмом и жоффруизмом. В речи, посвященной смерти Дарвина (Бекетов, 1882), было высказано сомнение относительно возможности объяснения эволюции только на основе естественного отбора. Признавая, что открытие принципа отбора — одна «из величайших индукций нашего времени» (стр. 107), Бекетов настаивает на необходимости ограничить ее значение: «естественный отбор не может считаться единственным рычагом в сложной деятельности сил, определяющих эволюцию видов» (стр. 109).

Подчеркивая, что главная заслуга теории естественного отбора — «упразднение из области естествознания грубо телеологических объяснений» (стр. 110), Бекетов здесь же указывает, что принцип отбора — еще только гипотеза, «выведенная индуктивным путем от искусственного отбора» (стр. 109), что опирается она на косвенные данные морфологического плана и что поэтому «естественный отбор не может считаться единственным средством, определяющим эволюцию видов» (стр. 110).

Естественный отбор, как полагал Бекетов, может действовать только на основе жизненного состязания, т. е. только на основе конкурентных взаимоотношений внутри вида. Однако часто население вида настолько рассеяно по территории, что жизненного состязания может и не возникнуть. Здесь остается «борьба с окружающими условиями», т. е. отношения, которые «можно действительно назвать борьбою за существование, но это, очевидно, не ведет к отбору. Отбор наступает только тогда, когда борьба за существование перейдет в антагонизм, в жизненное состязание» (стр. 108—109). Таким образом, Бекетов принимал два основания эволюции. Во-первых, действия внешней среды и реакции на них со стороны организмов, которые носят характер прямого приспособления. Во-вторых, если возникает перенаселение и начинает действовать закон непроницаемости живых тел, то к основному закону эволюции — к ламарковскому прямому приспособлению — присоединяется жизненное состязание и как его следствие естественный отбор. Во введении к «Географии растений» Бекетов (1896) утверждал, что незыблемой в дарвинизме осталась лишь идея развития. Учение же о причинах изменчивости и причинах эволюции должно быть сведено к влиянию внешней среды: «следовательно, идеи Ламарка и Жоффруа Сент-Илера... заняли первенствующее место» (стр. 5). Что же касается законов дарвинизма, то теперь Бекетов выделяет моменты, связанные со «смешением понятий, которое замечается и у Дарвина, и у его последователей» (стр. 15) в толковании проблем борьбы за существование, с тем, что «естественный отбор есть без сомнения только вторичная причина...» (стр. 21). Не отрицая значения естественного отбора, Бекетов вместе с тем подчеркивал, «что одного этого фактора вряд ли достаточно для полного разъяснения» (там же) причин эволюции.

Эта большая перемена во взглядах Бекетова, которая произошла постепенно где-то во второй половине 70-х—начале 80-х годов, была связана, по-видимому, как с общими успехами неоламаркизма [5] и с возникновением в разных странах ламарко-дарвинистских компромиссных доктрин, так и с влиянием специальности автора — в те времена многие ботанико-географы были склонны принимать идею эволюции путем прямого или функционального приспособления.

§ 6. Об изучении истории дарвинизма в России

В заключение остановимся на вопросе о малой исследованности истории дарвинизма в России XIX в.

До сих пор нет монографических исследований эволюционных взглядов Тимирязева. Опубликованные о Тимирязеве книги толковали его как «провозвестника мичуринского творческого дарвинизма». Они были написаны неспециалистами-биологами и с ошибочных псевдодарвинистских позиций. До настоящего времени не выполнено еще исследование, в котором было бы показано, что Тимирязев был не только наиболее последовательным пропагандистом и защитником дарвинизма в России, но и его теоретиком, сумевшим уточнить определения многих важных понятий учения Дарвина и в ряде пунктов углубить его. Лишь бегло было показано в уже устаревших работах, что Тимирязев был последовательным дарвинистом и теоретически во многих отношениях превосходил таких ученых, как Геккель и Гексли (Завадский, 1940; Парамонов, 1940), что ему глубже других дарвинистов удалось проанализировать значение исторического метода в биологии, вопрос о творческой роли естественного отбора в эволюции, проблему единства случайности и необходимости в процессе естественного отбора, связей между изменчивостью и приспособлением и т. п. Недостаточно глубоко показано, как с большим полемическим талантом Тимирязев вел борьбу против антидарвинизма. Между тем слабое развитие антидарвинизма в России может быть связано в первую очередь с деятельностью Тимирязева. Особенно

---

[5] Ясно, например, что сильное влияние на Бекетова оказали неоламаркистские идеи Нэгели. Бекетов (1882, стр. 107) присоединяется к его критике недостатков теории Дарвина.

в подробном анализе нуждаются те многообразные и удивительно глубокие формулировки Тимирязева, содержащие определения факторов эволюции и в первую очередь естественного отбора, в которых подчеркивается статистическая его природа («сочетание безграничной производительности с неумолимой критикой»), его ведущая роль в процессах приспособления, в организации изменчивости в сторону совершенства и мн. др.[6]

По различным вопросам эволюционной теории с начала 80-х годов выходили обзорные, критические и исследовательские работы Мензбира (1882, 1886, 1893 и др.). Он был не только выдающимся орнитологом, но и одним из самых авторитетных в России защитников, пропагандистов и теоретиков дарвинизма. Наряду с Тимирязевым и В. О. Ковалевским Мензбир выполнил огромную работу по переводам на русский язык трудов Дарвина и Уоллеса. Как и у Тимирязева, деятельность Мензбира в области теории эволюции продолжалась почти полстолетия и ее итоги были подведены в книге «За Дарвина» (Мензбир, 1927). Однако значение работ Мензбира для развития дарвинизма в России до сих пор освещено совершенно недостаточно и осталось практически на том же уровне, который был признан неудовлетворительным более четверти века назад (Соболь, 1946).

Мало освещены работы Холодковского в области эволюционной теории. Между тем влияние его статей, направленных на защиту дарвинизма, на доказательство того, что только теория естественного отбора удовлетворительно объясняет явление органической целесообразности, видимо, было достаточно велико. Он первым из русских ученых предпринял подробный критический анализ антидарвиновских взглядов Кёлликера и Нэгели (Холодковский, 1888), а также проделал серьезную работу по сравнительному критическому анализу новейших гипотез наследственности. Недостаточно изучены и воззрения многих

---

[6] В течение последних лет жизни Тимирязев (1922) был убежден, что мальтузианский фактор, т. е. борьба за существование, при перенаселении является одной из необходимых основных предпосылок деятельности естественного отбора. Он считал, что вся теория естественного отбора «является неотразимым дедуктивным выводом из трех несомненных и неизменно присутствующих факторов — изменчивости, наследственности и перенаселения» (стр. 142).

других русских дарвинистов, таких как Д. Н. Анучин (работы 80—90-х годов), В. В. Заленский (1896), В. А. Вагнер (1896), А. П. Павлов (1897), С. Н. Никитин (1881), Н. И. Андрусов (1897) и мн. др. Все они связывали прогресс биологии в первую очередь с воздействием идей дарвинизма. Эволюцию они объясняли накоплением мелких изменений, оказывающихся полезными в конкурентной борьбе и поэтому сохраняющихся в процессе отбора, сопоставляли теорию Дарвина с различными формами антидарвинизма и защищали дарвинизм. А. П. Павлов (1897), в частности, доказывал, что только с позиций дарвинизма палеонтология приобрела глубокий смысл и получила толчок к развитию теоретических основ. Данные палеонтологии, по Павлову, опровергают гипотезы заранее направленной эволюции и подтверждают учение об эволюции путем естественного отбора.

Остается неизвестным, какое влияние на эволюционную идею и через кого оказали фактические открытия, сделанные русскими учеными, такие, например, как обнаружение В. П. Амалицким (с 1898 по 1914 г.) в отложениях пермского периода на р. Северной Двине скопления костей звероподобных примитивных рептилий (Theriomorpha), объединяющих в себе черты стегоцефалов, ящеров и примитивных млекопитающих. Ведь это было открытие «обобщающих типов» не меньшей значимости, чем открытие Р. Оуэном первоптицы или Э. Дюбуа — обезьяночеловека. Большой интерес представляет вопрос об отношении русских эволюционистов к дискуссиям по проблемам наследственности. Было бы крайне важно не просто констатировать, но и объяснить, почему в последнее десятилетие минувшего века одни русские дарвинисты заняли резко отрицательную позицию по отношению ко всем гипотезам наследственности, как Тимирязев (1890, 1896), объявив, что все они одинаково априорны и спекулятивны, другие (Шимкевич, 1895; Холодковский, 1897) занимали осторожно критическую позицию, третьи (Мензбир, 1893) оценивали некоторые из гипотез положительно. Надо выяснить причины, вызвавшие ряд ошибочных обобщений, которые выглядели особенно парадоксально, так как принадлежали Тимирязеву. Речь идет, например, о его отрицательном отношении к самой идее создания общих теорий наследственности и изменчивости, проявившемся в 1890 г. в такой форме: «Стремление... создать

общую теорию наследственности едва ли удачно и едва ли даже соответствует действительной потребности науки. Общая теория наследственности представляется мне столь же мало возможной, столь же мало нужной, как и общая теория изменчивости» (т. 6, стр. 138). Трудно объяснить причины такого заявления, сделанного ученым, которому принадлежала заслуга блестящей защиты и пропаганды дарвинизма — этой самой общей биологической теории. Правда, много позднее (уже в XX в.), выступая против мендельянцев, Тимирязев высказывался в том смысле, что пока не существует объяснений причин того, «почему в одних случаях признаки не смешиваются, в других смешиваются, в третьих оказывают взаимное влияние... ни о каких общих законах наследственности не может быть и речи» (т. 8, стр. 255).

Иначе подходил к этой проблеме Мензбир (1893). Он положительно оценивал идею создания общей теории наследственности с помощью учения о внутриклеточных ее материальных носителях, поддерживал идею Вейсмана о существовании зародышевой плазмы, отмечал, что в ее основе лежит много фактов, и прозорливо заключал, что это представление оставит след даже в далеком будущем. Почему же физиолог Тимирязев, столь искушенный, кроме того, в самых общих эволюционных обобщениях, занимал в таком фундаментальном вопросе ошибочную позицию, а орнитолог зоогеограф Мензбир дал правильный прогноз?

Важна также и разработка истории развития отдельных проблем эволюционной теории в русской биологии. К ним, например, относится проблема прогресса. Уже в XX в. в России сформировались противоположные концепции прогресса — А. Н. Северцова и Л. С. Берга. Северцову удалось существенно сдвинуть эту проблему с того состояния, в котором она пребывала со времен Дарвина, и развить ее с позиций дарвинизма (Завадский, 1958, 1967б, 1971а). Берг же систематизировал и модернизировал аргументацию, характерную для телеологического автогенеза и мутационизма. Обе эти концепции уходили корнями в прошлое и в первую очередь в прошлое отечественной эволюционной мысли. Северцов, очевидно, опирался и на идеи русских дарвинистов или же по крайней мере испытал с их стороны существенное влияние. Каковы конкретно они были, еще предстоит выяснить. Менее

сложен анализ предшественников Берга в русском эволюционизме XIX в. — прежде всего это были Бэр, Данилевский и Коржинский (см. главу 7).

Говоря о предшественниках Северцова в русской биологии, в первую очередь надо назвать Тимирязева. Его воззрения на прогресс со временем сильно изменились. В конце 70-х годов он еще смешивал понятия прогресса и эволюции (как и Писарев). Вот, например, что писал Тимирязев (1878) в первом издании «Жизни растения»: «Дарвин первый указал на ближайшие причины..., которые имеют результатом поступательное развитие, прогресс или эволюцию» (стр. 237). Далее в течение 40 лет при переизданиях книги эта фраза оставалась неисправленной. Однако, готовя к печати «Исторический метод в биологии», Тимирязев (1922) понимал прогресс уже значительно точнее: «исторический процесс не только процесс изменения, движения, но и движения в определенном направлении вперед, т. е. то, что в истории мы называем прогрессом. Возникает вопрос..., что принимаем мы за критериум совершенствования. Обыкновенно их принимают два: 1) усложнение организации, выражающееся в увеличении числа функций, в обособлении, в дифференцировке отправления, и 2) в лучшем приспособлении к условиям существования. Из двух второй является более существенным..., придавая главное значение явлениям приспособления ...мы тем самым признаем основным принципом биологического прогресса пользу того или иного свойства» (стр. 148).

Неправильно, однако, думать, что проблема прогрессивной эволюции разрабатывалась в России только по двум направлениям. Несомненно, что существовали и другие направления, подходившие к этой проблеме с каких-то новых сторон.

Оригинальны, например, были идеи, развитые А. С. Фаминцыным (1874), по проблеме прогресса. Вначале он подверг критике взгляды Дарвина, усмотрев, что «усложнение организации становилось по этому воззрению явлением если не тождественным, то по крайней мере идущим рука об руку с приспособлением организмов к внешним условиям» (стр. 18). «Эта часть учения Дарвина, — писал далее Фаминцын, — именно объяснение постепенного усложнения организмов при посредстве естественной подборки, составляет самую слабую его сторону» (там же).

Позднее Фаминцын (1898) подчеркнул, что все доводы, приводимые в пользу прогрессивного характера эволюции, носят косвенный характер и что до сих пор нет «ни одного непосредственного наблюдения над превращением низшей формы в высшую» (стр. 91). «Нельзя не признать, — продолжал он, — что находящиеся в трудах Дарвина неопровержимые доказательства пластичности форм... обнаружены лишь в пределах данной сложности строения, между тем как нет даже намека на непосредственные наблюдения превращения форм с осложнением организации» (стр. 92). В начале XX в. Фаминцын (1907, 1912а, 1925б) обосновал учение о роли симбиоза в эволюции. Именно симбиоз он считал механизмом, который способен сразу создавать из более простого более сложное. Эволюция путем симбиогенеза может быть констатирована прямыми наблюдениями, так что процесс усложнения организации будет подтвержден путем опыта. В этих работах Фаминцын продолжал критиковать дарвинизм за то, что факторы эволюции, выдвинутые Дарвином, не объясняют усложнения организации и в принципе ими можно объяснить только адаптивные изменения, происходящие как бы в одной плоскости. Сущность же эволюции — это именно усложнение организации, и главным фактором этого процесса является не отбор, а симбиоз.

В последние годы среди факторов арогенной эволюции все большее значение придается симбиозу. И уже одно это обстоятельство требует изучения развития идей симбиогенеза, получивших наиболее солидное обоснование в работах отечественных эволюционистов.

Анализ развития эволюционной теории в отдельных странах не является ведущей и первоочередной, хотя и важной, проблемой истории этой отрасли науки. Главой, затрагивающей некоторые особенности развития дарвинизма в России, мы хотели не столько восполнить существующий пробел в литературе (для этого нужны особые монографии), сколько привлечь внимание к необходимости разработки этого вопроса.

НЕОЛАМАРКИЗМ

§ 1. Основные разновидности неоламаркизма

В отличие от других течений в эволюционизме неоламаркизм представляет собою конгломерат разных, а иногда даже и противоположных друг другу теоретических доктрин. Все они, однако, были сходны в том, что опирались на какую-нибудь часть учения Ламарка (гораздо реже — на учение Ламарка в целом), прямо или косвенно исходили из признания органической целесообразности изначальным свойством живого и, наконец, стремились заменить или существенно ослабить принцип селектогенеза, т. е. были направлены против дарвинизма.

Первые шаги к популяризации идей Ламарка были сделаны Геккелем еще в 1866 г. («Всеобщая морфология») и Ш. Мартеном (Ch. Martins), опубликовавшим в 1873 г. краткий очерк о Ламарке как натуралисте и философе биологии.

Время формирования неоламаркизма во всех его разновидностях — последняя четверть или даже последнее пятнадцатилетие XIX в. Именно в это время появился и сам термин «неоламаркизм», предложенный в 1888 г. американским палеозоологом А. Пакардом. В 80-х годах ламаркизм получил широкое распространение во Франции (Жиар и др.). Американские палеонтологи и французские биологи разных специальностей превратили ламаркизм в знамя антидарвинизма, в удобную платформу, объединяющую различных противников естественного отбора.

Классификация форм неоламаркизма довольно трудна, так как многие авторы включали в свои труды различные части учения Ламарка и Дарвина и комбинировали их в разных сочетаниях. Большинство специалистов выделяют всего две формы неоламаркизма: механоламаркизм

и психоламаркизм (например: Тимирязев, 1922; Комаров, 1935; Парамонов, 1945; Поляпский, 1947; Берман и др., 1966; Шмальгаузен, 1969). Плате (1928, стр. 151) подразделял ламаркизм на учение самого Ламарка, гипотезу ортогенеза Эймера и неоламаркизм, под которым имелся в виду только психоламаркизм А. Паули, Р. Франсэ и А. Вагнера. Некоторые авторы термин неоламаркизм отождествляли с механоламаркизмом (Wettstein, 1903) или с жоффруизмом (Холодковский, 1916), под которым понималась совокупность гипотез, кладущих в основу эволюции представление о прямом приспособлении как следствии адекватной реакции организма на воздействие внешней среды.

Иногда среди основных форм неоламаркизма выделяется еще и ортоламаркизм. Не употребляя этого термина, впервые выделил его в качестве особого направления в «новом ламаркизме» Холодковский (1923). Он не без основания утверждал, что одной из самых важных сторон учения Ламарка было представление о внутреннем законе, вызывающим филогенетические изменения организмов в определенных направлениях и прежде всего в сторону общего усложнения организации. Основателями же этого направления в «новом ламаркизме» Холодковский называл Нэгели и Эймера.

Шмальгаузен (1969) упоминает об ортоламаркизме при характеристике теорий направленной эволюции, но в разделе, специально посвященном «ламаркизму в его различных тенденциях» (стр. 144—155), рассматривает только механо- и психоламаркизм.

Изучение истории неоламаркизма и попыток классификации его форм привели нас к выводу о целесообразности выделения в рамках этого направления эволюционной мысли следующих четырех основных разновидностей.

1. Неоламаркизм в узком смысле слова, т. е. учение о причинах эволюции, в котором делались попытки возродить в модернизованном виде все основные стороны и части теории Ламарка.

2. Механоламаркизм — теория эволюции, согласно которой целесообразная организация возникает, поддерживается и совершенствуется путем прямого или функционального приспособления. Согласно этой концепции, эволюция сводится к суммированию (вследствие наследования приобретенных признаков) ответных реакций

организма на воздействие факторов внешней среды (жоффруизм, а также ламаркизм в применении к простейшим и растениям) или же результатов «функциональных адаптаций», т. е. усилении или ослаблении функций органов (принцип Ламарка об «упражнении и неупражнении органов»). В состав целесообразной организации включались всевозможные структурные и физиологические приспособления к среде, взаимосогласованность строения и работы органов (коадаптации), а также взаимные приспособления организмов разных полов (контруэнции) и разных видов (симбиоз и т. п.).

Основателями механоламаркизма обычно признаются Спенсер и отчасти Нэгели, но иногда в качестве таковых называются фамилии не теоретиков, а экспериментаторов, таких как Броун-Секар или Дорфмейстер и др. (см. главу 3, § 6). Однако в 60—70-х годах еще не произошло размежевание эволюционистов на дарвинистов и ламаркистов, а опыты по наследованию приобретенных признаков и по превращению форм под влиянием внешних факторов осуществлялись биологами, которые впоследствии защищали различные доктрины эволюции.

В качестве особой теории эволюции в чистом виде механоламаркистская концепция выдвигалась не так часто. Чаще она использовалась «в смеси» с какими-либо другими доктринами. Как уже указывалось выше, нередко механоламаркизм сочетался с идеей естественного отбора. В этом случае возникали разновидности ламаркодарвинизма, различающиеся в зависимости от того, какой из факторов — прямое и функциональное приспособление или естественный отбор — признавался ведущим. Иногда механоламаркистская доктрина дополнялась автогенетическими и психовиталистическими гипотезами (особенно при необходимости, минуя принцип отбора, объяснить эволюцию пассивных приспособлений, таких как окраска, защитные покровные системы и т. п.).

3. Ортоламаркизм, т. е. совокупность гипотез эволюции, эксплуатирующих идею Ламарка о существовании особого принципа, силы или закона, действующего прямолинейно, в сторону повышения уровня организации и независимо от влияния внешней среды (иначе говоря, имеющих телеологическую и автогенетическую природу). Как известно, «нарастающее усложнение организации» сам Ламарк (1935) объяснял как результат «постоянно и

однообразно действующего закона природы» (принцип градации). Этот закон вызывал, по Ламарку, основной процесс — «совершенно правильную прогрессию» форм, в которую «влияние внешних обстоятельств», как «частная причина», способна внести лишь «некоторое разнообразие» и «аномалии» (стр. 111—114). Эта основная часть теории Ламарка была противопоставлена дарвинизму Кёлликером и Нэгели еще в середине 60-х годов (см. главу 2) и сводилась к декларации о существовании некоего «внутреннего принципа усовершенствования» или «закона стремления к прогрессу». В дальнейшем такие ортоламаркисты, как Эймер (Eimer, 1888), делали акцент на проблеме направленности эволюционного процесса. Эволюцию они толковали как прямолинейно (ортогенетически) осуществляющийся «органический рост» или «филогенетический рост». Приверженцами ортоламаркизма стали многие палеонтологи. Они наблюдали определенные направления эволюции тех или иных признаков и делали вывод, что причиной этих процессов является «закон направленности» эволюции.

4. Психоламаркизм — концепция эволюции, в основу которой были положены идеи Ламарка о значении таких факторов, как «потребности», «привычки» и «усилия воли». Большинство психоламаркистов в общей теории жизни занимало виталистические позиции, а в теории эволюции насаждало идеалистические представления не только о сущности жизни, но и о природе законов эволюции. Одной из теоретических основ психоламаркизма был панпсихизм, т. е. утверждение о существовании сознания у всего живого. Многие психоламаркисты исходили из того, что сознание появилось раньше, чем жизнь, и характеризовали эволюцию живого на земле как постепенное усиление роли сознания от примитивных форм жизни до высших, разумных. При этом такие явления, как активность организма, способность целесообразно реагировать на внешние раздражения, способность в течение жизни изменять поведение и даже форму, приписывались воздействию сознания и воли на материю и переносились из онтогенеза в филогенез.

Одним из идейных вдохновителей психоламаркизма был физиолог Эвальд Геринг (Hering, 1870). Он пытался обосновать идею о том, что память является не только общей функцией живой материи, но и ее основным свой-

ством (атрибутом). Основой эволюции Геринг признавал закон функциональной связи между сознанием и живым веществом. Способность к памяти и к воспроизведению образов Геринг перенес с нервных клеток на все клетки, в том числе и на половые. Наследование приобретенных признаков, как полагал Геринг, основано на «запоминании» идиоплазмой тех раздражений, которые действовали на нее в прошлом.

Идеи Геринга оказали известное влияние на современников, принадлежащих к разным теоретическим направлениям. В работе о «Перигенезисе пластидул» (Haeckel, 1876) и в других трудах увлекающийся Геккель писал об элементарном сознании, присущем любой клетке. Идею о существовании «плазматической памяти» и о ее значении в качестве формирующего фактора развивал С. Батлер (Butler, 1878). О. Гертвиг (1900) полагал, что способность сохранять и воспроизводить образы «присуща не только половым клеткам и идиоплазме, но вообще веществу, являющемуся носителем видовых признаков, и встречается более или менее в каждой клетке тела» (стр. 254). Нэгели также полагал, что локально действующее раздражение передается по всей идиоплазме как «непрерывное и всестороннее ощущение» и запечатлевается ею (Nägeli, 1884).

Необходимо подчеркнуть, что фундаментальные проблемы эволюционной теории ламаркизм решает не только иначе, но прямо противоположно дарвинизму.

Наименьшей единицей субстрата эволюции (элементарным носителем эволюционного процесса) дарвинизм считает местную популяцию, т. е. такое множество родственных индивидов, которое представляет собою статистически насыщенный ансамбль, способный быть полем деятельности естественного отбора, а ламаркизм — каждый отдельный индивид (организм, особь).

Дарвинизм разграничивает процессы наследственной изменчивости (мутагенез) и эволюции, а ламаркизм отождествляет их, так как признает, что наследственная изменчивость сама по себе имеет приспособительный характер.

Движущая сила эволюции, согласно дарвинизму, — противоречивое взаимодействие многих факторов, разрешаемое в процессе естественного отбора, а согласно ламаркизму — целесообразно направленное (т. е. гармоничное,

непротиворечивое) действие среды (эктогенез) или же внутренних сил (автогенез).

Связь эволюции с процессом течения времени, согласно дарвинизму, непрямолинейна, так как темпы эволюции неравномерны, а согласно ламаркизму — эволюционный процесс протекает пропорционально времени. Позиции дарвинизма и ламаркизма противоположны также и по ряду других вопросов, например в трактовке основных направлений и путей эволюции. Четкое разделение эволюционистов на ламаркистов и дарвинистов произошло только во второй половине 80-х годов, т. е. после размежевания позиций по вопросу о наследовании приобретенных признаков внутри самого дарвинизма. В 60—70-х годах еще не существовало поляризации эволюционных доктрин на ламаркизм и дарвинизм. Например, Комаров (1935) считал, что «борьба за и против наследования приобретенных признаков стала главным лозунгом в споре между дарвинистами и ламаркистами» (стр. LXXV) и что «резкое разделение на ламаркистов и дарвинистов начинается с Вейсмана» (там же) и произошло оно между 1885 и 1902 г.

§ 2. Формирование неоламаркизма

Многие авторы признавали Э. Копа основателем и главой неоламаркизма (см., например: Ле Дантек, 1899; Борисяк, 1926; Nordenskiöld, 1926, и др.). Уоллес (1911) считал, что ламаркизм — это «заброшенная теория, которая снова всплыла главным образом под влиянием американского палеонтолога Копа» (стр. 549).

Первый шаг в теоретизировании на эволюционные темы был сделан Копом в статье 1868г. Он высказал сомнения в правильности принципа естественного отбора, так как пришел к выводу, что отбор не может вызывать самих первичных изменений и способен только закреплять их в том случае, если они полезны. В последующих работах Коп усиливает критику теории естественного отбора, модернизирует эволюционную теорию Ламарка и создает свою неоламаркистскую концепцию эволюции. В 1887 г. он публикует книгу «Происхождение наиболее приспособленного», в которую вошли все его статьи с критикой дарвинизма и с обоснованием неоламаркизма. В 1896 г. появляется обобщающая монография Копа

«Главнейшие факторы эволюции», представляющая собою расширенный вариант книги 1887 г. В этих работах он систематизировал свою критику теории отбора: отбираться может только уже возникшее, и поэтому теория отбора не является теорией эволюции; ею может быть только учение, объясняющее причины появления самих изменений, а не причины их сохранения; наследственные изменения, как правило, столь мелки, что недоступны для отбора, и поэтому самый фундамент эволюции не связан с законами, предложенными Дарвином.

В основе эволюции, как полагал Коп, лежит особая форма энергии, присущая только живому, — анагенетическая энергия. Эта энергия действует как «сила роста», «сила жизни» и стремится увеличить совершенство организмов («восходящий прогресс живого») и власть организмов над окружающими условиями. Анагенетическая энергия управляет синтезом протоплазмы, воспроизведением, ростом и развитием, а все процессы функционирования органов связаны с затратами обычных видов энергии (Коп их назвал катагенетическими).

Силу роста и развития, основанную на анагенетической энергии, Коп именовал «батмизмом», а вызванные ею формы эволюции — «батмогенезом». В этих представлениях Коп явно уклонился в сторону витали стической трактовки жизни и в этом отношении отошел от своего учителя Ламарка, который утверждал, что жизнь — это чисто физический процесс. В то же время батмизму, как особой силе, Коп приписывал те же функции, что и Ламарк «закону градации форм» — стремление к прогрессивному усложнению форм. Следует подчеркнуть, что «сила батмизма», как и «закон градации», — автогенетические и телеологические принципы, поскольку действуют они независимо от среды и целенаправленно.

Однако Коп делал попытки сочетать идею эволюции на основе батмизма с теорией естественного отбора и утверждал, что батмогенез дополняется и корректируется естественным отбором.

Сила батмизма, считал Коп, действует через процессы роста признаков, ускоряя (акселлерация) или замедляя (ретардация) его, и принимает форму физио- и кинетогенеза. Физиогенезом он называл эволюционные изменения, возникающие под влиянием физических и химиче-

ских воздействий среды, т. е. под влиянием разнообразных «молекулярных движений». Под кинетогенезом Коп понимал эволюцию под влиянием фактора употребления или неупотребления органов. Шире — это эволюция под влиянием функциональных изменений или изменений в интенсивности двигательных реакций, давлений, напряжений и т. п. Физиогенез и кинетогенез рассматривались Копом то в качестве самостоятельных факторов эволюции, то как формы проявления батмогенеза (как «физиобатмизм» и «кинетобатмизм»). «Мы должны допустить, — писал Коп (Cope, 1896), — рассуждая логически, что для животных кинетогенез является более сильной и могущественной действующей причиной эволюции, чем физиогенез. Эволюция растения протекает в гораздо большей степени под влиянием физиогенетических причин. Атмосферные и почвенные условия играют при этом преобладающую роль, хотя и движения имеют также некоторое влияние» (стр. 225, 226).

Из сказанного ясно, что физиогенез и кинетогенез — это причины эволюции, аналогичные факторам, выдвинутым в учении Ламарком.

Развитие пассивных органов Коп объяснял изменением «энергии роста». Бивни мамонтов и перья павлина связаны с избытком энергии роста, а рудиментарные образования — с ее недостатком. Проблема эволюции пассивных органов явилась наиболее трудным разделом не только для Ламарка, но и для Копа. Учение Ламарка было особенно слабым и фантастичным при объяснении возникновения и эволюции пассивных органов. В учении Копа эти слабости ни в какой мере не были преодолены.

Вслед за Ламарком Коп приписывал формообразовательную роль в эволюции таким феноменам, как «потребность», «усилие» и «желание». Но в конце прошлого века эти понятия можно было вводить в эволюционное учение, только полностью раскрыв их содержание (сам Ламарк по состоянию науки еще не мог этого сделать). И Коп это сделал. Каждому акту движения, будь оно молекулярным или же сложным проявлением активности высшего животного, предшествует усилие. Усилие же Коп считал состоянием сознания («ощущение сопротивления, подлежащего устранению»). Батмогенез, как полагал Коп, совершается под воздействием сознания. В этом пункте представления Копа состоят из какой-то

удвоенной дозы идеализма. Не ограничившись постулированием особой жизненной энергии, Коп отыскал «причину причин» в предсуществовании сознания и в его воздействии на материю в форме силы батмизма. Как можно понять Копа, само появление жизни обязано воздействию сознания на материю. В стволе прогрессивной эволюции животных все нарастает значение сознательных усилий и желаний, а в стволе эволюции растений их роль снижается, так что у высших растений сознание, как полагал Коп, полностью деградировало.

Развивая эти чисто психоламаркистские идеи, Коп тут же замечает, что у животных естественный отбор должен был происходить в сторону переживания наиболее «умных» индивидов, так как при все усложняющихся движениях развитый интеллект всегда является полезным. Таким образом, можно констатировать, что Коп пытался в какой-то мере сочетать психоламаркистские идеи с дарвинистскими толкованиями.

Подводя итоги, следует сказать, что представление о батмогенезе, физиогенезе, кинетогенезе и о фундаментальной роли усилий, ощущений, потребностей, желаний и других форм проявления сознания в эволюции действительно возрождало все составные части учения Ламарка. Однако, если философской основой учения Ламарка был деизм, то философской основой учения Копа был своеобразный психоэнергетический идеализм. Но следует подчеркнуть, что, дополнив ламаркизм идеей о предсуществовании сознания, Коп дополнил его также и идеей естественного отбора. Получилась весьма сложная смесь идей, многократно усложненная тяжелой терминологией и длинными натурфилософскими рассуждениями.

Результаты сопоставления неоламаркизма с неодарвинизмом Коп (Cope, 1896) представил в следующей схеме:

Неоламаркизм	Неодарвинизм
1. Изменения происходят в определенном направлении.	1. Изменения происходят в разнообразных направлениях.
2. Они вызываются «силой роста» или взаимодействием организма со средою.	2. Они спонтанны (прирождены) или вызываются скрещиванием.
3. Приобретенные изменения наследуются.	3. Приобретенные изменения не наследуются.

4. Из них сохраняются наиболее приспособленные к изменчивой среде (естественный отбор).	4. Наследственные изменения сортируются изменчивой средой и сохраняются немногие из них (естественный отбор).
5. Эволюция двигательных реакций организмов вызывается и управляется ощущениями или другими формами сознания.	5. Эволюция движений у организмов направляется естественным отбором.
6. Привычки животных возникают под влиянием сознательного опыта.	6. Привычки животных возникают под влиянием естественного отбора.
7. Умственная деятельность развивается путем опыта и памяти.	7. Умственная деятельность развивается посредством естественного отбора.

Если в общетеоретических идеях Копа содержалось мало рационального, то его эмпирические обобщения в области закономерностей эволюции содержали важные положительные моменты. Такова сформулированная им «доктрина о неспециализированности». Как палеонтолог Коп наблюдал, что предковые формы никогда не являются очень специализированными и, напротив, сильно специализированные типы данного геологического периода никогда не оказываются родоначальниками новых групп.

Копу удалось подметить важную закономерность эволюции, заключающуюся в том, что наибольшей эволюционной перспективностью обладают те группы, у которых адаптивное строение объединено с пластичностью (т. е. со способностью к перестройкам). Глубокая специализация служит отличным приспособлением к нуждам сегодняшнего дня, но делает менее вероятным не только расцвет группы в будущих новых условиях, но и само ее существование. Еще Дарвин показал, как естественный отбор часто должен направлять эволюцию групп в сторону специализации. Но Дарвин не отметил, что у этого процесса существует негативная сторона, что нарастающая специализация увеличивает возможности вымирания группы при значительных и быстронаступающих изменениях среды. В доктрине об эволюционных преимуществах состояния «неспециализированности», т. е. не слишком далеко зашедшей специализации, Коп по существу дополнил и развил представления Дарвина по этому вопросу. Поэтому неправильно распространенное утверждение, что доктрина Копа по своему содержанию

является идеалистической. Ошибочна не сама доктрина о неспециализированности, а мысль Копа о стремлении ко все нарастающей специализации как проявлении каких-то внутренних законов эволюции.

Эволюционные взгляды Нэгели частично уже рассматривались (см. главу 2) и здесь предстоит обсудить его воззрения более позднего времени, сформулированные в книге «Механикофизиологическая теория эволюции» (Nägeli, 1884). Некоторые авторы (Plate, 1913; Плате, 1928) считают эволюционные взгляды Нэгели столь своеобразными, что выделяют их из неоламаркизма в особый вид эволюционизма — «нэгелизм». С другой стороны, еще Мечников (1960) обращал внимание на то, что по самым существенным признакам взгляды Нэгели «подобны» (стр. 227) взглядам Ламарка. В таком важном вопросе, как понимание связей между причинами приспособления к среде и причинами усовершенствования организации, Нэгели был активным последователем Ламарка. Как и Ламарк, он оторвал эволюцию организационных признаков от эволюции приспособительных признаков и противопоставил друг другу их причины. Вслед за Ламарком Нэгели пытался обосновать независимость существования двух форм эволюции — арогенеза (типогенеза и таксоногенеза) и адаптациогенеза. Как и Ламарк, Нэгели считал, что каждая из этих форм эволюции управляется глубоко специфическими законами. Коренное отличие самой природы законов, управляющих каждой из этих двух форм эволюции, состоит, по Нэгели (Nägeli, 1884), прежде всего в том, что изменения организационных признаков носят целиком автогенетический характер, полностью необратимы и приурочены к одному субстрату — идиоплазме, а изменения приспособительных признаков носят эктогенетический характер, обратимы и приурочены к трофоплазме: «Филогенетическое развитие состоит, следовательно, в том, что идиоплазма постоянно усложняется под действием внутренних причин, но при этом сохраняет или изменяет свой приспособительный характер под влиянием одних и тех же или изменяющихся внешних раздражений» (стр. 181).

Хотя критике учения Дарвина он специально посвящает шестую главу книги, но по существу опровержение теории естественного отбора — цель всей его работы: «Согласно Дарвину, отбор необходим, без него не может

иметь место усовершенствование. По моему мнению, конкуренция устраняет лишь менее способных к существованию, но она не оказывает влияния на становление всего более совершенного и лучше приспособленного» (стр. 285). Нэгели настаивал на том, что дарвинизм бессилен объяснить эволюцию чисто морфологических особенностей, не имеющих полезного значения (и при этом игнорировал разработанную Дарвином гипотезу коррелятивной связи таких признаков с адаптивными). Он считал, что дарвинизм не объясняет явление необратимости эволюции (хотя на самом деле, как это показал Долло, именно дарвинизм только и объясняет это явление). Сам факт существования более сложных организмов, как полагал Нэгели, невозможно объяснить отбором, т. е. выживанием наиболее приспособленного. Он считал ошибочным представление Дарвина о неопределенном характере наследственной изменчивости. Такой изменчивости не существует в природе, утверждал он. Наконец, по Нэгели, сам факт существования эволюционных рядов в направлении от простых ко все более сложным формам может быть объяснен только в том случае, «если допустить, что филогенетическая линия может развиваться через бесчисленный ряд поколений без влияния отбора» (стр. 12).

Исходным пунктом учения Нэгели является представление о двух формах совершенства, которые он считал необходимым «строго разграничивать: 1) совершенство организации, характеризующееся сложностью строения и дифференцированностью функций; 2) совершенство приспособления организмов на каждой ступени организации, которое заключается в таком развитии организма, когда оно оказывается самым выгодным в данных внешних условиях и не нарушает соответствия между строением и разделением функций. Первое я назвал просто совершенством (Vollkommentheit) за неимением другого простого выражения, а второе — приспособлением» (стр. 13). Далее Нэгели пытался доказывать, что процесс совершенствования не может происходить под воздействием внешних влияний, так как все известные факты влияния пищи, температуры, света, силы тяжести и электричества вызывают приспособительные, но обратимые ненаследственные физиологические изменения (адаптивные модификации), а филогенез основан на необратимых наследственных структурных изменениях. Кроме того,

влияние внешней среды в принципе может вызвать только колеблющуюся или циклическую изменчивость, а филогенез — направленный процесс. Единственный выход, рассуждал Нэгели, — в допущении, что «причины изменения являются внутренними, заложенными в свойствах самой субстанции, которые и оказывают определяющее влияние на ее собственное изменение, и это влияние может быть действенным только в направлении совершенствования» (стр. 12). Эту внутреннюю причину совершенствования Нэгели назвал «принципом усовершенствования (Vervollkommungsprincip), понимая под более совершенным более сложную организацию». «Этот принцип, — писал он далее, — имеет механическую природу и представляет собой закон инерции в области органического развития. Поскольку однажды развитие началось, постольку оно не может остановиться, и должно протекать в раз принятом направлении... Поскольку многие склоняются больше значения придавать слову, чем понятию, лежащему в его основе, может быть, лучше заменить слово „совершенство" более надежным словом „прогресс"» (стр. 12, 13). Нэгели не раз подчеркивал, что принцип совершенствования он понимает именно как механический принцип (стр. 15). Он был озабочен тем, что «недальновидные авторы хотели найти в этом принципе мистику» (стр. 12). Сам же был убежден, что в этом построении нет ничего мистического и что заменой слов («совершенство» — на «прогресс») достигается полная ясность в понимании движущих сил развития органической природы от простого к сложному. Все же, ощущая, видимо, шаткость «принципа усовершенствования», в ряде мест Нэгели прибегал к дополнительному разъяснению. Оно состояло в утверждении, что с законами филогенеза «дело обстоит так же, как с онтогенезом» (стр. 422). Аналогия филогенеза с онтогенезом, хотя и более близкая, чем аналогия с силой инерции, была также ошибочной. Инерция не объясняет источника филогенетического развития, его направления, неравномерности его темпов, вплоть до полных остановок. Всякое тело, движущееся по инерции, ранее приводилось в движение какой-то силой. Какова же эта сила, вызвавшая процесс усовершенствования организации? Нэгели или ничего не говорит об этом, или же ссылается на силы, вызывающие индивидуальное развитие, т. е. переходит

к рассуждению по аналогии. Из того факта, что онтогенез является процессом развития на основе программ, вовсе не следует, что и филогенез представляет собою такой же тип заранее программированного развития. Во всяком случае правильность этого утверждения надо было доказывать, а не ограничиваться голословным утверждением, как это сделал Нэгели. Хотя он и не признавал родства своего «внутреннего принципа усовершенствования» с телеологическим принципом «стремления к совершенству», тем не менее сущность этих принципов близка или даже одинакова.

Мечников заметил, что с принципом внутреннего стремления к прогрессу Ламарка—Нэгели нельзя согласовать такие факты, как существование низших групп растений и животных, существование «неизменных видов в течение нескольких геологических эпох» (Мечников, 1960, т. 4, стр. 229). Тимирязев (1890) критиковал Нэгели за попытки «упразднить или свести к минимуму значение естественного отбора и объяснить совершенство организмов непосредственным целесообразным воздействием одних внешних и еще более темных внутренних сил» (стр. 109). Это была вполне обоснованная критика наиболее уязвимых пунктов всей концепции Ламарка—Нэгели: объяснения причин возникновения новых приспособлений к среде, причин образования в онтогенезе структурно-функциональных систем, польза которых обнаруживается лишь во взрослом состоянии, причин формирования коадаптации органов в филогенезе, соответствий между индивидами разных полов и разных поколений, а также коадаптаций между членами стад и т. п. Все стороны фундаментальной и многосторонней проблемы органической целесообразности или остались вне поля зрения Нэгели, или же они «решались» чисто тавтологически. По существу же Нэгели стоял за существование изначальной целесообразности живого: организмы имеют уже заранее существующую способность приспособительно реагировать на новые условия среды, создавать коадаптированные системы клеток, органов и индивидов. Таким образом, обе составные части учения Нэгели — гипотезы прогресса и приспособления — были материалистическими только на словах.

§ 3. Эволюционные взгляды Г. Спенсера

Хотя и принято считать, что Спенсер был основателем механоламаркизма, его взгляды на причины эволюции столь своеобразны, что заслуживают выделения в особую разновидность ламарко-дарвинизма.

Это был один из виднейших эволюционистов второй половины XIX в. Не будучи биологом, Спенсер оказал на эволюционную теорию весьма значительное влияние. Впервые им была поставлена проблема эволюции самих факторов и законов эволюции. Он развивал оригинальные воззрения на причины поддержания биоценотического равновесия. Вот почему следует специально рассмотреть основные моменты его эволюционных воззрений.

В предисловии ко 2-му тому «Основания биологии», написанному в 1899 г., Спенсер (1900) отмечал, что все идеи этой книги со времени первого издания в 1864 г. (том 1) и 1867 г. (том 2) остались неизменными и что новой является только глава об интеграции органического мира, как бы завершающая всю его общую теорию эволюции (т. 2, стр. 3, 4). Таким образом, эволюционные воззрения Спенсера сложились в первой половине 60-х годов, т. е. тогда же, когда в основном сложились взгляды «первого поколения» ведущих дарвинистов.

Сущность органической эволюции, по Спенсеру, состоит в преобразованиях, направленных к равновесию с изменяющимися условиями внешней среды. Эта формулировка вытекала из общефилософской позиции Спенсера, согласно которой сущность всякого развития состоит в движении к никогда недостижимому равновесию, а само развитие трактовалось механистически как постоянное приспосабливание внутренних отношений к внешним, вызываемое действием внешних причин. Утверждая, что эволюционный процесс — уравновешивание организмов со средою, Спенсер констатировал приспособительный характер эволюции. Расхождение с дарвинизмом возникло при обсуждении причин приспособления организмов к среде или, как писал Спенсер, «способов, которыми достигается уравновешивание организмов со средою». В то время как дарвинизм признавал, что процесс такого «уравновешивания» носит противоречивый характер и происходит путем проб и ошибок, т. е. всегда носит «косвенный» характер, Спенсер утверждал, что

уравновешивание достигается двумя путями — прямым и косвенным.

Прямое уравновешивание (прямое приспособление) Спенсер связывал с изменениями функций в онтогенезе и с формативным действием факторов среды. Эти приспособительные изменения наследуются и сразу достигается требуемое состояние уравновешенности. Наследование приобретенных свойств Спенсер (1894) считал не гипотезой, подлежащей тщательной экспериментальной проверке, а логически необходимой основой, самым фундаментальным законом любой теории эволюции: «либо была наследуемость приобретенных свойств, либо вовсе не было эволюции (развития)» (стр. 29).

Наряду с прямым уравновешиванием Спенсер признавал и косвенное уравновешивание, т. е. приспособление с помощью естественного отбора или, по его удачному выражению, «переживания наиболее приспособленных».

Из сказанного ясно, что Спенсер не принадлежал к числу антиселекционистов и резко выступал против телеологических и других идеалистических объяснений причин эволюции. Он считал, что эволюция должна быть объяснена только физическими терминами, что любые изменения должны истолковываться как результаты всегда и всюду идущего процесса перераспределения материи и движения. В этом отношении его позиция резко отличалась от позиций многих неоламаркистов, допускавших существование нематериальных сил. Спенсер решительно отвергал попытки объяснить эволюцию с психоламаркистских позиций: «принимать нужды и желания за независимые причины эволюции значит не решать трудность, а маскировать ее» (1890 : 292).

Если бы в 90-х годах Спенсер не выступил с полемической статьей «Недостаточность естественного отбора», направленной против концепции Вейсмана, возможно, он и не вошел бы в историю науки как основатель механоламаркизма. Некоторые считают, что система воззрений Спенсера — это «наиболее последовательная система механоламаркизма» (Шмальгаузен, 1969, стр. 154). Очевидно, однако, что последовательно проведенный принцип механоламаркизма должен включать в себя только прямое или «непосредственное уравновешивание» или эволюцию путем физиогенеза и кинетогенеза, в смысле

Копа. Эволюционные воззрения Спенсера нельзя назвать чистым механоламаркизмом, так как он в широких размерах признавал значение естественного отбора.

Естественным отбором Спенсер объяснял эволюцию всех пассивных, защитных, опорных и других подобных им образований, у которых отсутствует активная (двигательная) функция и пользу приносит само их присутствие. Этим же механизмом он объяснял эволюцию плодовитости и сложных коадаптаций, связанных с размножением. Обсуждая, например, явление согласованности сроков поломки стебля материнского растения со сроками начала активного роста молодых растеньиц у Bryophyllum proliferum, Спенсер (1900) писал: «Таким образом, естественный отбор установил замечательную согласованность между особым способом роста и смерти и особым способом размножения» (т. 2, стр. 168).

По мысли Спенсера, в процессе эволюции происходило изменение самих законов эволюции. Однако решение этого важного вопроса эволюционной теории не было удачным. Спенсер считал, что в процессе эволюции происходило постепенное снижение роли естественного отбора и повышение роли прямого уравновешивания. У низших животных и у растений, т. е. там, где, как полагал Спенсер, еще не развиты активные (двигательные) функции, главенствующей причиной эволюции является естественный отбор (косвенное уравновешивание). В ходе же прогрессивной эволюции животных значение прямых функциональных приспособлений все возрастает и, как полагал Спенсер, одновременно снижается значение естественного отбора. И, наконец, в эволюции высших животных значение естественного отбора падает до нуля, а ламарковский фактор — прямое приспособление на основе наследования приобретаемых признаков — приобретает исключительно важное значение и становится единственным фактором эволюции.

Проблема эволюции самих факторов, причин и законов эволюции, как известно, в классическом дарвинизме даже и не ставилась. Влияние идей униформизма, перешедших в биологию из исторической геологии Ляйеля, и молчаливое отождествление этой доктрины с доктриной актуализма — этим необходимым орудием и методологической основой всякого исследования в области истории природы — вот причина того, что дарвинизм XIX в. про

шел мимо этой важнейшей проблемы. Поэтому, несмотря на ошибочное решение вопроса об изменении в ходе эволюции факторов и законов эволюции, сама его постановка должна быть признана большой заслугой Спенсера. До сих пор эти прогрессивные идеи Спенсера еще недостаточно оценены.

Упомянем еще о критическом подходе Спенсера к методам доказательства способов действия естественного отбора. Спенсер возражал против суждений о функциях и способах действия естественного отбора по аналогии с искусственным отбором. Он считал, что эта аналогия действует в гораздо более узких пределах, чем те, которые ей приписал Дарвин. Естественный отбор, как правило, не способен делать то, что делает искусственный отбор, так как человек ведет отбор только по нужному ему признаку, а в природе единицей отбора выступает целый организм или даже группа организмов.

В годы, когда учение об отборе было лишь гипотезой, эти соображения Спенсера, вероятно, воспринимались как попытка ослабить и подорвать самые его методологические устои. В настоящее время особенности действия отбора в природе хорошо исследованы и можно сказать, что в замечаниях Спенсера было много справедливого. Естественный отбор действительно принципиально отличен от искусственного именно тем, что его действие основано на устранении неприспособленных организмов, а не на подборе организмов с отдельными полезными признаками. Однако в прошлом веке, когда еще отсутствовали наблюдения за процессом отбора в природе, единственной достоверно известной его моделью мог служить искусственный отбор. Именно это обстоятельство и сделало учение о естественном отборе наиболее обоснованной теорией эволюции.

Новые важные идеи были высказаны Спенсером по вопросу о причинах биоценотического равновесия. К этой проблеме Ламарк и Спенсер подходили с противоположных позиций.

Ламарк исходил из того, что равновесие численности видов, входящих в одну цепь питания, «поддерживается в границах, за которые они не могут перейти» (1935, стр. 90), с помощью «воли верховного творца природы». Именно «благодаря этим мудрым предусто-

рожностям все держится в установленном порядке», который носит «непреклонный» характер (там же). С этим вопросом Ламарк явно не справился и ставил его в рамки религиозно-телеологической догмы.

В противоположность Ламарку Спенсер доказывал, что наблюдаемое соотношение между численностью видов, находящихся в пищевых и других биологических отношениях, является результатом естественных автоматически действующих регуляций. Спенсер (1900) сформулировал идею о саморегуляции численности видов в биоценозе, основанной на принципе гомеостаза, управляемого ошибками: «вследствие усиленного размножения вида... начинается усиленное размножение врагов (хищников, паразитов)..., приводящее к преобладанию смертности над размножением, к убыли особей, которая продолжается до тех пор, пока чрезмерная численность врагов не снизится от голода..., т. е. разрушительные силы не придут, таким образом, к своему минимуму, вслед за чем последует опять усиление размножения» (т. 2, стр. 241). С помощью логического построения Спенсер пришел не только к идее ритмического колебания численности каждого вида, т. е. к идее «волн жизни», но и к идее регуляции плодовитости вида с помощью отбора. Если существует «избыточная плодовитость», то через перенаселение возникает отбор на снижение плодовитости и этим устраняется дисгармония, возникшая в отношении между численностью вида, его плодовитостью и смертностью (там же, стр. 243). Подробно обсуждая эту сложную проблему, Спенсер устанавливает ряд эмпирических соотношений. При «низкой степени организации» особь еще слабо сопротивляется совокупности неблагоприятных воздействий и смертность очень велика: «большая плодовитость компенсирует высокую смертность из-за несовершенства организации» (там же, стр. 242). Высокая плодовитость всегда связана с примитивной организацией, как правило, с малыми размерами тела и краткостью срока жизни особи; существуют противоречия между плодовитостью и энергетическими затратами на развитие особи, между плодовитостью и двигательной активностью организма (при сравнении видов с одинаковыми размерами особей). Он обратил внимание на то, что в процессе эволюции от низших форм к выс-

шим наблюдается колоссальное уменьшение плодовитости, что у максимально интегрированных и дифференцированных организмов резко возрастает способность к самосохранению и к охране потомства и соответственно падает плодовитость. Рассматривая все эти отношения, Спенсер опирался на массу хорошо подобранных данных и оригинально интерпретировал многие из них. Так, например, он рассматривал причины низкой плодовитости летучих мышей (один детеныш в выводке). У летучих мышей нет особо развитой способности самосохранения и, казалось бы, при низкой плодовитости они должны были бы вымереть, тем более что способ питания их требует очень высоких энергетических издержек на полет и это одно уже существенно ограничивает возможности роста их плодовитости. Численность этих животных поддерживается на достаточном уровне из-за очень небольшого давления врагов. Кроме паразитов и инфекций, писал Спенсер, у летучих мышей есть только один враг — сова, а совы малочисленны.

Идеи Спенсера можно ругать по инерции, находить в них только вульгарное и механистическое. Однако, перечитывая его труды, поражаешься обилию рассеянных по их страницам идей, получивших развитие лишь в современной науке. Превосходно, например, сформулировал он мысль о неразрывности материи и движения, формы и функции: «Как законы движения не могут быть познаны отдельно от движущейся материи, так и познание функций немыслимо без познания структур, выполняющих эту функцию» (там же, стр. 135). Кроме «физиологической интеграции», т. е. интеграции организменного уровня, Спенсер рассматривал также «интегрирование органического мира» (так названа 2-я глава II тома «Оснований биологии») и выдвинул идею об усилении в процессе прогрессивной эволюции интеграции не только отдельных организмов, но и «целых агрегатов живых существ» (там же, стр. 230). Примеры интеграций, обсуждаемые Спенсером, — лишайниковый симбиоз, симбиоз животных (губок, червей) с водорослями, отношения между насекомыми и цветковыми растениями. Кроме того, Спенсер отчетливо ставил вопрос и об интеграциях популяционно-видового уровня, указывая, например, на функциональную связь, существующую у цветковых растений не в пределах «одной только особи, но вида как

целого» (стр. 167). Известная генетическая дифференциация особей, «значение которой так прекрасно объяснил Дарвин» и их интеграция кооперирует различные особи вида в общину, функционирующую «для производства здорового потомства» (там же, стр. 168).

Подводя итоги своему труду в области эволюционной теории, Спенсер утверждал, что «прогресс во всех его проявлениях... есть приближение к равновесию... Теоретический предел, к которому приближается дифференциация и интеграция каждого агрегата, есть состояние равновесия... У каждого вида автоматически устанавливается сложное равновесие между совокупностью разрушающих и совокупностью сохраняющих сил» (там же, стр. 310, 311), т. е. равновесие между интенсивностью размножения и смертностью при данной средней выживаемости особи. Если бы книга заканчивалась именно так, Спенсера можно было бы отнести к сторонникам финалистической концепции развития. Но конец книги иной: Спенсер утверждает, что равновесие всегда относительно и имеет частное значение. Во вселенной «вообще никакое равновесие не может сделаться совершенным» (там же). Спенсер утверждал, что «неустойчивость... повсюду есть причина эволюции» (там же, стр. 224). Значит, окончательный вывод Спенсера состоял в том, что абсолютным и универсальным все же признавалось состояние неравновесности, т. е. противоречивости материальных систем.

§ 4. Первые шаги механоламаркизма

В этом разделе будут рассмотрены типичные ветви механоламаркизма, основанные как на экспериментальном, так и на палеонтологическом материале.

Экспериментальный механоламаркизм опирался как на опыты, поставленные для изучения изменчивости в онтогенезе, так и на специальные опыты, ставившиеся для проверки ламарко-жоффруистских принципов эволюции на основе прямого или функционального приспособления. Например, для доказательства того, что депигментация нижней стороны тела камбал вызывалась в результате длительного затенения (как суммация воздействий во многих поколениях), мальки этих рыб воспитывались в аквариумах с подсветкой снизу. Через 2 месяца наблю-

далась частичная пигментация нижней части тела, т. е. было показано морфогенное действие света на пигментообразование в онтогенезе камбал (опыты Кунингема 1891—1895 гг.).

В экспериментально-зоологических исследованиях с Lepidoptera М. Штандфус в 1898 г. установил, что под влиянием изменений температуры у бабочек нимфалид (Poligonia, Araschnia, Vanessa и др.) происходит изменение окраски. При этом у одних видов даже небольшие изменения температуры вызывали резкую смену окраски (например, у траурницы), а у других реактивность на температурные воздействия оказалась слабой. Эта работа Штандфуса явилась толчком для целой серии исследований над термоморфозами, а также гидро- и хемоморфозами у насекомых и, как многим тогда казалось, свидетельствовала в пользу механоламаркизма. Данные, полученные в работах экспериментальных морфологов растений школы Г. Бонье, явились значительным подкреплением механоламаркистской доктрины эволюции. Начатые в середине 80-х годов Бонье и его учениками (Ж. Костантэном, А. Лотелье, П. Лесажем и др.), они вначале не касались вопросов эволюции. Исследовались анатомо-морфологические и физиологические изменения, возникающие у растений под воздействием разнообразных экспериментально подобранных или природных условий. В этих опытах была показана большая пластичность растений в онтогенезе и при воздействии на отдельные побеги или пазушные почки. Оказалось, что кроме обычно развивающегося фенотипа растения способны к широкой модификационной изменчивости. Школе Бонье удалось сильно развить методы, впервые примененные Леваковским, и доказать, что, реагируя на различные воздействия, растения изменяются чаще всего приспособительно (например, становятся карликовыми при воспитании в горах, приобретают многие признаки ксероморфности при выращивании в засушливых условиях и т. п.).

Начиная с 90-х годов ботаники этой школы и особенно Костантэн (Costantin, 1898) проявляют все больший интерес к проблемам эволюции, настаивают на правильности учения о наследовании приобретенных свойств. Все более подчеркивается, что применяемые в опытах воздействия вызывают «глубокие» изменения «интимных структур». Так расценивались известные опыты Бонье с выра-

щиванием видов равнинных растений в горах (в Альпах на высоте 2400 м, в Пиренеях — 2300 м над ур. м.). Они были начаты в 1884 г. и продолжались 36 лет. Бонье хотел проверить гипотезу, согласно которой признаки, входящие в специфическую морфологию альпийских и арктических видов, являются приспособлениями к комплексу условий, в которых они произрастают. Бонье предполагал, что ботаники школы А. Жордана неправы, допуская, что все эти признаки являются константными, «видовыми», не зависящими от внешней среды. Каждое растение, взятое из окрестностей Парижа, делилось на две части, одна из которых высаживалась в горном питомнике, а вторая — на равнине, но в почве, завезенной с высокогорья. Описывая результаты этих опытов, Бонье подчеркивал, что некоторые виды, такие как топинамбур, можжевельник (Juniperus communis), хлопушка (Silene inflata), в условиях высокогорья уже через несколько лет, как по габитусу и размерам листьев, так и по некоторым анатомическим и физиологическим признакам, значительно изменились в сторону исконно альпийских видов, таких как Juniperus nana и Silene alpina. Первая публикация об этих опытах появилась спустя пять лет (Bonnier, 1889). Бонье моделировал условия горного климата, выращивая равнинные растения в ящиках со льдом, и т. п. В результате некоторые признаки опытных растений изменились в сторону, характерную для горных видов. Несколько альпийских видов (Saxifraga oppositifolia, Silene acaulis и др.) были выкопаны из-под снега и помещены в оранжерею с беспрерывным освещением (спектр света был близок арктическому) при низкой температуре. Оказалось, что анатомическая структура листьев этих растений приблизилась к структуре, характерной для листьев растений с о. Шпицберген. В особой серии опытов Бонье выращивал растения из-под Парижа в Средиземноморье и получил сдвиги в их облике, морфологии и анатомии, направленные в сторону, специфическую для субтропических растений. В результате своих опытов Бонье пришел к выводу, что можно изменять морфологические, анатомические и физиологические признаки растений одних видов в направлении признаков других видов, выращивая их в измененных климатических и почвенных условиях или создавая эти условия экспериментально. Лотелье воспитывал нормально облиственные растения в условиях

очень сухого воздуха и в результате получил экспериментально возникшие колючки (шипы) или же выращивал колючие растения во влажном воздухе, в результате чего развивались богато облиственные побеги без колючек (шипов). Большие анатомо-морфологические изменения были получены в опытах Костантэна у многих видов растений при выращивании их органов в несвойственных им условиях среды (корни на свету и в воздухе, стебли в почве или в воде и т. п.).

Все эти исследования привели Бонье и его сотрудников к убеждению, что видообразование происходит как ответная реакция растений на воздействие новых (несвойственных) условий среды и что эволюционный процесс исчерпывается прямым влиянием среды на формообразование, которое вызывает наследственные и приспособительные изменения.

С более развернутыми ламаркистскими концепциями, направленными в то же время против дарвинизма, Бонье и Костантэн выступили уже в XX в. (см. главу 13).

Понятие о «прямом приспособлении» в работах конца века пытался обосновать ботаник Р. Веттштейн. Прямое приспособление он понимал в двух смыслах: как процесс любого изменения под влиянием внешних условий и как процесс целесообразного изменения. Исходя из этой позиции, Веттштейн (Wettstein, 1895) предлагает понятие «прямого приспособления» путем «формообразования через корреляцию».

В этом вопросе он стоит очень близко к Ламарку, так как пытается объяснить процесс формообразования функциональными приспособлениями. Внешние условия вызывают изменения функции, за которыми следуют морфологические изменения. Постепенно это приводит к филогенетическим преобразованиям. В противоречии с этим стоит, однако, неоднократно подчеркиваемое Веттштейном положение, что прямое приспособление не может создать «ничего абсолютно нового», что оно действует только как «усиление или ослабление» лишь через модификацию уже имеющихся признаков, т. е. оно вызывает только количественные изменения. Это противоречие не снимается и в результате признания того, что образование абсолютно нового наступает постепенно. Прибегая к теории прямого приспособления, Веттштейн лишил себя возможности объяснить переход количественных измене-

ний в качественные. Идентифицируя прямое приспособление с функциональным, Веттштейн считал, что первое утрачивает в результате этого свой «мистический характер». Это толкование ограничивает область применения теории прямого приспособления, так как с его помощью, например, невозможно объяснить ни одного случая возникновения действительно новых адаптаций. Веттштейн, говоря о видообразовании путем прямого приспособления, признает, что изменения всегда имеют адекватный характер, но отвергает понятие об их целесообразном характере.

А. Гайетт построил общеэволюционые идеи на основе обобщения материалов по филогении различных групп ископаемых головоногих молюсков. Как и все механоламаркисты, этот автор исходил из того, что всякое новое приспособление возникает в процессе прямого физиологического реагирования организма на воздействие новых условий жизни, т. е. сводил эволюцию к изменчивости отдельных особей, а изменчивость отождествлял с приспособлением. Но Гайетт (Hyatt, 1889) выступал против существования врожденных внутренних тенденций развития. Он утверждал, что эволюционный процесс обусловлен влияниями внешних условий. В этом отношении его взгляды были близки позиции Эймера.

Каждый новый признак, возникающий в филогенезе, рассматривался им как непосредственная реакция на возбуждающее действие «физических причин». Поэтому все новые признаки являются «органическими эквивалентами» физических факторов. Эта механистическая концепция стала прообразом современных ламаркистских построений, признающих так называемую «адекватность» физиологических и морфогенетических реакций качеству и силе внешних воздействий. Если на всех членов филогенетической группы действуют одинаковые физические причины, то возникают изменения, общие всем им. Однако если действие этих причин становится специфичным (по силе или по качеству факторов) — среда вызывает дифференциацию признаков, и филогенетическая группа расчленяется.

Гайетт находил глубокое единство законов развития индивида с законами филогенетического развития. Он считал, что существуют единые законы развития, имеющие циклический характер, которые проявляются как в «онто-

циклах», так и в «филоциклах». Если не считать старых работ Дж. Брокки, то разработка идеи сведения законов филогенеза к законам онтогенеза принадлежит Гайетту. Отсюда и поиски зародышевых, личиночных, юношеских, взрослых, старческих и постологических (крайняя дряхлость) фаз развития филогенетических групп. Отсюда и обнаружение «патологических» и «дегенерационных» фаз и рядов филогенетического развития. Поиски аналогий в фазах течения филогенетического развития группы со стадиями развития индивида неизбежно вели Гайетта к созданию глубоких противоречий в его построениях.

Филогеронтические построения неизбежно ведут к признанию каких-то программ, существующих уже на заре жизни и затем «срабатывающих» в ходе филогенеза, т. е. к принятию автогенетических позиций предетерминированности эволюционного процесса.

Однако Гайетт старался согласовать филогеронтические построения со своей общей теорией эволюции путем прямых ответных реакций организмов на воздействие различных факторов среды. Так, например, постепенное раскручивание спиралевидной раковины аммонитов до форм организмов, раковина которых совершенно развернута в форму прямого рога, как полагал Гайетт, свидетельствует о сильном «старении» филума, но сам процесс старения он связывал с изменениями условий жизни в неблагоприятную сторону. Нарастание признаков дряхлости филогенетической группы, накопление дегенеративных особенностей — все это, по Гайетту, неизбежное следствие ухудшения условий жизни аммонитов в морях мелового периода.

Отрицая значение для эволюции естественного отбора, он ввел понятие «физического отбора». Это понятие только по звучанию сходно с дарвиновским законом. «Физический отбор» — это прямое приспособление группы под влиянием местных (локальных)условий среды, ведущее к тому, что потомки ранее единой группы дифференцируются на несколько дочерних групп и специализируются. Этот процесс Гайетт (Hyatt, 1889) мыслил как результат «действия сил, которые одинаково модифицируют за сравнительно короткий срок сразу многих или почти всех индивидов одного вида, живущих в одной местности или в одном местообитании» (стр. 103).

Из сказанного можно сделать заключение, что взгляды Гайетта были ближе к наивно механистическим построениям ламаркистов типа Эймера, чем к неоламаркистам типа Копа, отягощенных большим грузом телеологических и психовиталистических идей.

§ 5. Гипотеза ортогенеза

В книге «Возникновение видов на основании унаследования приобретенных признаков по законам органического роста» Эймер (Eimer, 1888) ставит две основные задачи: 1) доказать, что развитие в органическом мире происходит на основе законов, в противовес случайностям, которым Дарвин придавал основное значение; 2) доказать несостоятельность принципа полезности (Nützlichkeitsprincip) Дарвина (тем самым и бессилие естественного отбора) в объяснении возникновения новых признаков организмов. Эта концепция эволюции была построена на идее о ведущей роли воздействий на организм «раздражений», идущих из внешней среды. Воздействия тепла и холода, света и темноты, влажности и сухости преобразуют протоплазму так, что все физиологические и морфологические признаки организмов сразу изменяются целесообразно и наследуются. Механизм таких преобразований Эймер усматривал в процессах роста. Он исходил из убеждения о существовании единых «законов органического роста» для клеток, тканей и органов, для организмов и для видов. Эволюцию он также считал процессом не более сложным, чем обычный рост, и отождествлял ее с «органическим ростом». Органический же рост Эймер предлагал понимать как процесс, покоящийся на тех же физико-химических основаниях, что и рост кристаллов. Поэтому эволюция видов совершается в столь же строго определенном направлении, как и рост кристалла.

Онтогенез, по Эймеру, является сокращенным филогенетическим ростом. Таким образом, нет принципиальной разницы между онто- и филогенезом. Отсюда вытекает один из основных недостатков концепции Эймера — ее организмоцентризм, т. е. трактовка индивида как единицы эволюции.

Придавая внешним раздражениям решающее значение, Эймер приписывал определенную роль в эволюции организмов и конституционным факторам, которые он назы-

вает внутренними причинами. Внутренняя структура организма и является тем фактором, который допускает органический рост только в определенных направлениях. При этом Эймер нашел нужным отметить, что его понимание «внутренних причин» не имеет ничего общего с телеологическим подходом Нэгели.

Эймер пытался противопоставить свою теорию эволюции учению Дарвина. Теория естественного отбора, по его мнению, не объясняет того непреложного факта, что эволюция направленна и идет по немногим руслам. Он не отрицает существования процессов отбора, но признает их роль второстепенной и косвенной (так же как и роль процессов скрещивания).

Для обоснования своих идей Эймер обращался к анализу тенденций изменчивости, наблюдающихся как в пределах вида, так и при сопоставлении разных видов. Строя «ортогенетические ряды эволюции окраски», он детально исследовал широкую изменчивость окраски у многих географических рас и разновидностей ящерицы Lacerta muralis (одноцветные зеленые, буро-желтые и серые формы, а также разные пятнистые и продольно-полосатые формы и т. п.) и доказал, что исходная форма окраски продольно-полосатая. От этой древней расы начинались закономерные изменения окраски, направленные в разные, но немногие стороны. Они происходили или в сторону распадения полос на части и образования пятнистости (а после слияния пятен в направлении, перпендикулярном старой полосатости, возникают поперечно-полосатые формы), или же в сторону разрастания, а также исчезновения полос.

Таким образом, утверждал Эймер, эволюция окраски происходит не по всевозможным направлениям, как считал Дарвин, а всего по нескольким направлениям и, раз начавшись, продолжается по законам «филогенетического роста» до какого-то стабильного состояния. Эту остановку «филогенетического роста», т. е. остановку эволюции, Эймер называл состоянием «генэпистаза»[1] и именно ее считал причиной образования реальных видов. В понятии генэпистаза констатировался факт су-

[1] Стабилизация видовых признаков — генэпистаз, как полагал Эймер, является проявлением закона всеобщего застоя — эпистазиса.

ществования статических моментов в процессе эволюции. Из этого видно, что сведение развития к росту само по себе еще не ведет к абсолютизации непрерывности, так как может быть сконструировано представление об остановках роста, которое создает видимость объяснения наблюдаемого в природе состояния устойчивости.

В 1897 г. Эймер (Eimer, 1897, англ. изд. — 1898) выпускает 2-ю часть «Возникновения видов» с воинственным подзаголовком: «Ортогенезис бабочек. Доказательства в пользу определенного направления развития и бессилия естественного отбора в формировании видов». Он утверждал, что развитие не может происходить в любых направлениях, как это следует из учения Дарвина, потому что особенности строения, система функций и материальный состав тела — все это сильно ограничивает возможности развития и в значительной мере определяет направление последующей эволюции. Отбор же может функционировать только на основе случайного выбора, предполагающего множество направлений изменчивости. Если этого множества не существует, значит в природе отсутствует сам материал, необходимый для действия отбора.

Все эти рассуждения Эймера основаны на смешении понятий «направление развития (эволюции)» и «направление изменчивости». Констатируя ограниченность наблюдаемых направлений эволюции, он незаметно начинает рассуждать о направленности индивидуальной наследственной изменчивости.

Следует, впрочем, признать, что в этих идеях Эймера существовало рациональное зерно. Он правильно ставил вопрос о необходимости изучения ограничений, накладывающихся на дальнейший процесс эволюции предшествующей историей вида, которая проявляется в различных особенностях организации.

На вопрос о причинах эволюции Эймер (Eimer, 1898) отвечал нечетко. Он утверждал, что «причины эволюции, идущей в определенном направлении, лежат во влиянии... таких внешних условий, как климат и пища» (стр. 22). Далее же он приходит к выводу, что изменения внешней среды «бесконечно разнообразны», а поэтому они не могут служить причиной строго направленной эволюции. Если эволюция есть ортогенез, то и факторы, ею управляющие, должны действовать в определенном направлении. В конце концов Эймер приходит к выводу,

что причина ортогенетической эволюции должна лежать в самом организме. Этот вывод, видимо, пугает Эймера и он заявляет, что не собирается защищать мысль о существовании какого-то таинственного стремления организмов к эволюции в определенном направлении. Таким образом, он отшатнулся от телеологического объяснения направленности эволюции, но не назвал и ее возможных материальных причин. Такая непоследовательность, колебание от эктогенеза к автогенезу, боязнь телеологии и движение в ее сторону, связанное с самой логикой развиваемой теории, — все это слабости, характерные для позиций Эймера в целом.

Эймер выделяет 5 способов видообразования, из которых важнейшим является уже упомянутый генэпистазис. Способами видообразования также являются скачкообразное развитие, нарушения оплодотворения, упражнение определенных органов, скрещивание (хотя последнее может повлиять на видообразование и отрицательно). Возникновение видов через естественный отбор он считал невозможным.

Эймер был одним из первых исследователей, который обратил внимание на то, что дальнейшая эволюция таксона зависит от ограничений, являющихся результатом предыдущего развития. Разумеется, конкретное решение Эймером этой проблемы было ошибочным. По существу он имел в виду только онтогенетические ограничения и строил аргументацию на бездоказательных аналогиях с ростом кристаллов и т. п.

Основным недостатком концепции ортогенеза Эймера являются: признание наследования приобретенных признаков (которое приводило к смешиванию наследственных изменений и модификаций); отрицание объективной роли случайной изменчивости и значения естественного отбора в эволюции; преувеличение роли внешних абиотических факторов эволюции; отождествление онтогенеза и филогенеза; отождествление направленности эволюционного процесса с процессами роста. Все эти недостатки, характерные для эктогенетических разновидностей неоламаркизма, были следствием глубокой непоследовательности этой концепции и приводили к автогенетическим и телеологическим ошибкам.

§ 6. Заключение

В заключение следует остановиться на некоторых общих недостатках неоламаркизма. Этой концепции присущи глубокие принципиальные ошибки в постановке и решении проблемы органической целесообразности, вопроса о новообразованиях, проблемы вида в связи с вопросом о единстве прерывности и непрерывности развития и, наконец, проблемы направленности развития.

Если дарвинизм сумел последовательно материалистически решить проблему органической целесообразности, доказав объективное ее существование и относительность, обусловленную границами эффективного действия естественного отбора, то неоламаркизм либо игнорировал ее (некоторые формы механоламаркизма, сводившие сущность функциональных и морфологических преобразований к перестройкам типа роста кристаллов), либо рассматривал в качестве изначально существующего свойства живого, родственного психике и способного к регуляции, к созданию нового и к всегда полезным перестройкам организации.

Концепция «упражнения — неупражнения» была бессильна объяснить причины появления новых органов, и сам Ламарк, как и его последователи, был вынужден толковать настоящие новообразования как результат усилий «внутреннего чувства», «воли» и других психических факторов, т. е. фактически отказаться от научного объяснения их происхождения.

Ламаркизм сформировался в борьбе с катастрофическими идеями Кювье и в его основе лежала мысль, что «природа ничего не создает внезапно, а во всем действует медленно и постепенно» (Ламарк, 1935, стр. 76). В основе же дарвинизма была положена иная идея об ограничении размеров одного шага эволюции только одним требованием. Изменения должны не ухудшать, а улучшать адаптации и коадаптации организмов.

Механоламаркистское понимание причин эволюции приводило к представлению о полностью непрерывном характере филогенетических переходов, о существовании нечувствительных переходов от одного вида к другому как во времени, так и в пространстве, к представлению о полной условности границ между видами, а отсюда — к отрицанию их реальности.

Таким образом, вульгарно-эволюционистское сведéние развития к росту, отрицание качественных изменений в развитии, игнорирование момента прерывистости развития — все эти недостатки были свойственны механоламаркистской доктрине эволюции и отчасти различным ламарко-дарвинистским и ортоламаркистским концепциям. Ни общий смысл, ни буква теории Дарвина не стимулировали мыслей о нереальности видов из-за существования непрерывных переходов между ними. Сам Дарвин (1939) подчеркивал: «Я полагаю, что виды делаются чем-то обладающим вполне определенными границами и вообще никогда не представляют неразрешимого хаоса нечувствительно изменяющихся и сплетающихся звеньев» (т. 3, стр. 664). Идея о непрерывной ленте форм, которую систематик произвольно делит на куски, называемые видами, поддерживалась неоламаркистами. Рассадником плоского эволюционизма являлся не дарвинизм, а неоламаркизм.

Направленность эволюции обсуждалась различными школами неоламаркизма и все попытки объяснить причины этой закономерности сводились к допущению существования недоказуемых «сил». В зависимости от общефилософских позиций одни ученые толковали о силах «роста» или «инерции», другие — об «усилиях воли», третьи — о силах «стремления к совершенству» и т. п. Основа всех этих гипотез была одинакова — тавтологические объяснения, в которых причиной явления направленности объявляется «сила направленности».

Вместе с тем следует подчеркнуть, что некоторые школы неоламаркизма правильно подчеркивали важность самого вопроса о внутренних факторах направленности эволюции, связанных с ограничениями возможностей перестроек, возникающих в процессе специализации отдельных органов или онтогенеза в целом. Такие ограничения могут привести к сохранению «свободным» только одного канала развития, т. е. по существу к эволюции по типу ортогенеза.

ДРУГИЕ АНТИДАРВИНОВСКИЕ ГИПОТЕЗЫ ЭВОЛЮЦИИ ВТОРОЙ ПОЛОВИНЫ XIX В.

§ 1. Телеологические концепции эволюции

Телеологические концепции эволюции (телеогенез) частично были уже рассмотрены нами выше (см. главу 2). В главе 6 было показано, что телеология лежит в основе ортоламаркизма, а в более или менее скрытом виде она характерна для неоламаркизма в целом. Однако телеологические концепции эволюции рассматриваемого периода опирались не только на телеологические стороны учения Ламарка (закон градации форм) и на односторонне истолкованный эмпирический (главным образом палеонтологический) материал, свидетельствующий о направленности эволюции.

В этом разделе будут рассмотрены те формы телеогенеза, которые исходили из философского телеологического идеализма (Ф. Шеллинг, А. Шопенгауэр и др.), а также из неправомерной экстраполяции закономерностей онтогенеза на филогенез.

Все телеологические концепции органической эволюции в противовес дарвинизму с его четкой позицией материалистической причинности выдвигали различные идеалистические принципы причинности, из которых наибольшую известность получили понятия, выраженные в немецких составных терминах: Zielstrebigkeit, т. е. целестремительность (Бэр), и Vervollkommungsprincip, т. е. стремление к совершенствованию, к прогрессу (Нэгели). Первые выступления эволюционистов с телеологических позиций относятся к середине 60-х годов (Кёлликер), но телеогенез как направление в эволюционизме сложился несколько позднее — в 70—80-е годы.

Лидером телеологического направления в эволюционизме этого периода следует считать Бэра, который в работах 1865 и 1868 гг., а также 1873—1876 гг. выступил

с критикой дарвинизма и с попыткой логического обоснования телеогенеза.[1] Исходя из философии Шеллинга, Бэр (Baer, 1876) рассматривал «вселенную» и особенно органический мир как результат развития, стремящегося к высшей цели и руководимого разумом (стр. 240). Введя понятие о «целестремительности» эволюции, Бэр (Baer, 1873) хотя и подчеркнул, что она «обусловлена материей и ее силами» (стр. 119), но тут же указал, что «общая закономерность в мире исходит от единого духовного начала» (там же). Целестремительность, по Бэру, является универсальным законом, действующим как в эмбриогенезе, так и в филогенезе. Именно этот закон и вызывает весь процесс усложнения организмов и увеличения гармоничности живого. Бэр (Baer, 1876) утверждал, что «в живых организмах заложено некое устремление к известной цели. Этой целью является вся совокупность жизненных процессов организма, и прежде всего — сохранение вида» (стр. 222). Бэр правильно определил, что телеология как принцип должна включать идею преформации: «органическое развитие в высшей степени целенаправленно..., следовательно, результат развития предопределен» (стр. 234). Телеологические идеи Бэра принимали форму агностицизма: «причины возникновения... нельзя распознать, а цели заметны» (стр. 233).

Корни идеалистической трактовки эволюции, к которой пришел ученый в старости, лежат в идеалистической трактовке им развития вообще, которая сложилась еще в 1834 г. и была сформулирована Бэром с исключительной четкостью: «вся история природы является только историей идущей вперед победы духа над материей» (1924, стр. 120). Единственное направление развития — прогресс, т. е. движение от аморфного к оформленному и дифференцированному, от абстрактного к конкретному. Прогресс начинается с существования «мертвой массы без формы» (там же) и завершается человеком как целью и венцом природы. Эти выдержки показывают, что критика дарвинизма, предпринятая им спустя 40 лет, была связана не только с непониманием коренных отличий статистических механизмов эволюции от жестко детерминированных механизмов индивидуального развития. Она проводилась

[1] Интересный анализ эволюционных воззрений Бэра осуществлен Б. Е. Райковым (1961) в четвертой части его монографии о Бэре.

с позиций старонемецкого объективного идеализма, отождествлявшего все законы природы с действием духовных сил. Поэтому именно Бэра следует считать основоположником особой разновидности теории эволюции — автогенетического телеогенеза.

Нельзя сказать, что взгляды Бэра, изложенные в работах 1873—1876 гг., отличались последовательностью. Так, например, наряду с утверждением, что эволюция в целом — ничем не доказанное предположение, он рассуждает о целестремительности как о главном законе постепенного превращения простейших форм во все более совершенные и, наконец, в человека (Baer, 1876). В этой же работе он признавал доказанным лишь преобразования на уровне видов и родов, а возможность изменения более крупных таксонов рассматривал лишь как чисто логический домысел.

Остановимся вкратце на отношении Бэра к дарвинизму. Объясняя причины, по которым пятнадцать лет он не высказывался о теории Дарвина, Бэр (Baer, 1873) писал, что захотел подождать выхода в свет книги Ч. Дарвина о доказательствах животного происхождения человека, представить которые он считал невозможным: «Я не могу понять, как человек мог произойти от обезьяноподобного животного» (стр. 119).

В письме к Ф. П. Литке от 25 марта 1875 г. Бэр писал, что «гораздо легче и приятнее заниматься географией, чем проклятым дарвинизмом». Через год он (Baer, 1876) писал, что хотя некоторые фанатики и рассматривают дарвинизм «как утреннюю зарю нового дня» (стр. 238), гипотеза Дарвина «в будущем утратит популярность», как например утратила ее философия Шеллинга. Подчеркнув, что в молодости «дал некоторый материал для обоснования» дарвинизма, Бэр в то же время отметил, что «время и сам Дарвин... возвели здание, в котором я чувствую себя чужим» (стр. 239). В противовес дарвиновским принципам развития «без всякой цели», на основе случайной изменчивости, которая ведет к «слепой необходимости» (стр. 240), Бэр выдвинул концепцию развития как стремления к высшим целям. Он полагал, что видообразование идет не постепенно, путем накопления мелких изменений, как это утверждал Дарвин, а скачкообразно (повторяя идеи Кёлликера).

Бэр отвергал участие случайности в процессах развития и возможность ее перехода в необходимость. Последняя выступает в качестве однозначно заданной предопределенности, она абсолютно противоположна случайности, так как «необходимости ведут исключительно к высшим целям» (там же). Но «если вы признаете необходимость без цели, — писал Бэр, обращаясь к дарвинистам, — то необходимости в этом случае не связаны друг с другом, и их взаимные действия есть не что иное, как случайности. В ваших необходимостях, очевидно, скрыты цели, которых вы не желаете признать, но без которых немыслимо ничто живое» (стр. 226). Бэр обвинил Дарвина в непонимании и даже в отрицании процесса развития, так как принцип естественного отбора основан на суммировании случайных изменений, а на самом деле «вся история живых существ покоится на развитии, а развитие есть подготовка последующих стадий предыдущими» (стр. 456).

Дарвинисты немедленно реагировали на эти выступления Бэра. «Усовершенствование и для нас является развитием, — писал О. Шмидт (1876), — но К. Бэр хочет спасти намерение или „цель“, словом, предопределенность явлений природы» (стр. 191). Отвергая «стремление к цели» (Бэр) и «принцип усовершенствования» (Нэгели), Шмидт противопоставляет им поиск материальных причинных связей, характерный для дарвинизма.

Рассмотрим воззрения некоторых других сторонников телеогенеза. Чтобы не нарушать стройности их концепций, мы не ограничимся изложением только их собственно телеологических идей, а будем характеризовать их взгляды в целом.

В книге «О развитии видов» С. Майварт (Mivart, 1871) выдвинул много доводов против теории естественного отбора. Вслед за Кёлликером этот автор утверждал, что наличие хиатусов как между ныне живущими, так и между вымершими формами свидетельствует не в пользу эволюции путем постепенного накопления мелких изменений, а о внезапном, резко скачкообразном ее характере. Естественному отбору, как полагал Майварт, недоступны начальные стадии изменения таких полезных образований, как покровительственная окраска, млечные железы и тем более как внутренние органы, так как вначале все они еще не имеют адаптивного значения. Если неопреде-

ленная изменчивость происходит во всех направлениях, естественный отбор не может что-либо накапливать, так как каждый следующий шаг отбора будет нейтрализовать предыдущий. Часто наблюдающаяся конвергенция в эволюции признаков и органов не может быть объяснена естественным отбором.

Такого рода возражения привели Майварта к отказу от теории естественного отбора и к признанию того, что причина эволюции еще неизвестна. Однако это не помешало ему принять автогенетическую и телеологическую доктрину причин эволюции, названную им принципом совершенствования.

В этот период антидарвинизм еще только оформлялся как течение, но уже обозначалась одна очень важная закономерность. Отказ от селекционной гипотезы неизменно возвращал автора на одну из троп, уже проложенных Ламарком. И чаще всех других при этом использовался телеологический вариант ортоламаркизма — старый «закон градации форм», или внутреннего, т. е. автономного от влияний среды, стремления к прогрессу (см. главу 6, § 2).

В специальной работе о морфологии и эмбриологии группы пеннатулид Кёлликер (Köllicker, 1872) далее разрабатывает свою гипотезу эволюции путем гетерогенного размножения (см. главу 2, § 4). Признание скачкообразных изменений в эмбриогенезе ставится теперь в явно подчиненное положение по отношению к закону эволюции под действием внутренних причин, который, как полагал этот автор, все время побуждает живое к развитию в сторону более высокой организации.

Далее, уточняя принцип гетерогенезиса, Кёлликер высказывает догадку, что хотя развитие всегда идет путем внезапных скачков, без переходных форм, но размер этих скачков может быть очень различен. При мелких изменениях эмбриогенеза внезапно возникают новые разновидности или виды. Но при больших скачках из асцидий сразу может возникнуть позвоночное, из амфибии — рептилия, из трахофоры аннелид-науплиус ракообразных и т. п.

Принципам моно- и олигофилии Кёлликер (Kölliker, 1872) противопоставил принцип крайней полифилии: «сторонник полифилии получает возможность не только

для высших, но и для низших таксономических единиц устанавливать самостоятельное происхождение, так что возможно появление одного и того же вида в различных филогенетических ветвях» (стр. 21). Естественно, что сторонники геккелевской филогенетической школы эти высказывания Кёлликера подвергли резкой критике.

Телеологический сальтационизм Кёлликера сочетался с идеями филогенетического преформизма, которые он высказывал в совершенно ясной форме: «Во времена возникновения органического вещества и первых организмов вместе с тем возник и весь план будущего развития, вся сумма возможностей: различные влияния внешней среды имели определяющее значение лишь на частные моменты развития» (стр. 44). Источником филогенетического преформизма было сведение закономерностей эволюции к закономерностям онтогенеза. Именно этот прием служил Кёлликеру методологической основой всей его теории.

Природу «закона развития под влиянием внутренних причин» Кёлликер сравнивал с природой законов тяготения и образования кристаллов. Таким образом, он хотел подвести естественнонаучное обоснование под закон, истинная идеалистическая сущность которого была вскоре показана Бэром. И здесь, как в работах Нэгели, тяга ученого к материалистическому объяснению пришла в конфликт с объективным смыслом развиваемой теории.

С критикой дарвинизма за недооценку «внутреннего закона развития» с позиций автогенеза выступил и Э. Аскенази (Askenasy, 1872 г.).

Любые формы телеогенеза связаны с идеей целестремительности развития, но сама эта цель одними авторами толкуется как восхождение в бесконечной перспективе, а другие рассматривают ее пессимистически, как движение по затухающей кривой, вплоть до полного прекращения эволюции. Эта финалистическая разновидность телеогенеза может быть иллюстрирована взглядами немецкого ботаника А. Виганда (Wigand, 1874). Как и все сторонники телеогенеза, он отверг дарвинизм за попытку «соорудить здание всеохватывающей теории, основанное на бесконечно большой цепи невероятностей» (т. 1, стр. 88). Естественным образом на основе изменчивости, наследственности и конкуренции не может быть объяснено «ни превращение одного типа организации в дру-

гой, ни дивергенция в пределах одного типа организации. ., ни законы прогресса от низшего к высшему и одновременное существование низших форм наряду с высшими» (там же, стр. 280). Все это заставляет его считать, что существовали некоторые внутренние тенденции к эволюции, обеспечивающие сохранение необходимых направлений изменчивости.

Основываясь на том, что все крупные таксоны возникли в далеком геологическом прошлом и по мере продвижения к современности наблюдается образование таксонов все меньшего и меньшего ранга, Виганд выдвинул концепцию *постепенного затухания эволюции.* Он утверждал, что эволюция бурно шла только в прошлом, а ныне уже прекратилась, так как иссякла «образовательная сила». Исходя из того, что на заре жизни запас этой «силы» был максимальным, а сама эволюция является растратой этого запаса, Виганд пришел к выводу, что эволюционная теория столь же справедлива, как и противоположная ей теория постоянства форм. Первая применима к прошлому органической природы, а вторая — к ее настоящему.

Примером клерикальной разновидности телеологического эволюционизма являются взгляды А. Годри. Вместе с многими другими палеонтологами того времени он отвергает как дарвиновский принцип отбора, так и ламарковские принципы физиогенеза и кинетогенеза. Позитивные же его воззрения сводились к тому, что «постоянная гармония управляет превращениями органического мира» (Gaudry, 1878, стр. 257), что «план руководил историей живой природы» (1896, стр. 202). Понятия же «постоянной гармонии» и «плана» он отождествлял с «бесконечным Существом» (1878, стр. 1), с «незыблемым Организатором» (1896, стр. 211).

Телеологические концепции органической эволюции, направленные против дарвинизма, создавались не только биологами, но и философами. Приведем только один пример. Эдуард фон Гартман — философ-идеалист, ученик Шопенгауэра, в 1874 г. выпустил книгу «Истина и заблуждения в дарвинизме». Как и многие другие, Гартман (1909) подвергает критике основные принципы селекционизма: «Искать в роли отбора при борьбе за существование объяснения развития органического царства было бы

так же уместно, как считать поденщика, обтачивающего камни для кёльнского собора, истинным создателем этого произведения искусства» (стр. 101). Объяснения, основанные на принципах полезности и отбора, по Гартману, «представляют из себя только подчиненный момент телеологии» (стр. 100).

Всеобщим фундаментом органической эволюции является телеологически действующий «внутренний закон развития», «между тем как отбору... во всех тех случаях, когда он может иметь место, отводится второстепенная роль — роль способствовать и помогать» (стр. 103). Без «руководства организующего принципа» (стр. 163) не может действовать механизм «имманентной телеологии».

Телеологическая доктрина эволюции подверглась резкой критике со стороны многих дарвинистов. Так, например, Уоллес (1911) подчеркивал бездоказательность и метафизичность их суждений. Вейсман (1918) указывал на близость телеогенеза витализму, так как закон стремления к совершенствованию — «замаскированная жизненная сила». Геккель (Haeckel, 1894) писал, что отвергает «телеологическое мировоззрение», которое хочет объяснить ход филогенеза с помощью преднамеренной целеустановки или с помощью «целесообразного плана мироздания», или с помощью «филитической жизненной силы» и т. п. Все эти дуалистические и виталистические воззрения последовательно ведут к туманным мистическим догматам или к антропоморфическому представлению о создателе, демиурге, который, будучи как бы остроумным архитектором, набрасывает «строительные планы для своих созданий и выполняет их затем в стиле различных видов» (стр. 15, 16).

Против телеологии боролись также многие механоламаркисты. Отвергая принцип внутреннего стремления к развитию, Спенсер считал его лишь модификацией религиозной догмы творения.

§ 2. Ранний мутационизм и неокатастрофизм

Вслед за Кёлликером многие биологи второй половины XIX в. выступили в защиту идеи внезапного образования видов или более крупных таксонов. При этом одни исходили из сравнительно-морфологических данных

о существовании прерывистости в сериях признаков у родственных форм. Они настаивали на том, что концепция развития резкими скачками, с помощью которых образование таксонов объяснялось разовым переходом в новое состояние, гораздо лучше объясняет наблюдаемые факты, чем теория постепенной эволюции. Другие опирались на данные о прерывистости ископаемых форм. Они считали, что малочисленность находок переходных форм свидетельствует о том, что эти формы вообще никогда не существовали, что формообразование осуществлялось сальтациями в течение коротких периодов и что внезапное появление в земных пластах новых морфологических типов является не вторичным (из-за плохой фоссилизации и т. п.), а отражает факт мутационного их возникновения. Приспосабливая идеи катастрофизма Кювье к новым временам, некоторые палеонтологи рассматривали органическую эволюцию как чередование геологически продолжительных периодов стабильного состояния таксонов с кратковременными периодами массовых перечеканок.

В последнем десятилетии прошлого века появились мутационные гипотезы эволюции, основанные не на данных систематики, сравнительной морфологии или палеонтологии, а на подборе прямых доказательств в пользу скачкообразного характера наследственной изменчивости, полученных главным образом из работ в области селекции и разведения сельскохозяйственных растений и животных. Многие из подобных данных были заимствованы в трудах Дарвина, описавшего немало случаев «скачковой изменчивости», т. е. внезапного возникновения таких форм, как черноплечий павлин, мошанская и анконская овцы, рогатый скот ниата (с бульдоговидной челюстью), однолистная земляника, гладкокожие персики (нектарины), бегония фригида и т. п. Однако Дарвин (1939) подчеркивал, что «новые породы возникли внезапно» лишь в «небольшом числе случаев» (т. 4, стр. 173). Его же оппоненты не только распространяли этот способ формообразования с пород и сортов на виды и более крупные таксоны, но и утверждали, что он является единственным способом эволюции.

В дальнейшем неокатастрофистские, сальтационистские и другие гипотезы эволюции, признающие внезапное возникновение тех или иных таксонов, будут именоваться *мутационными гипотезами эволюции.*

В рассматриваемый период все формы мутационизма в эволюционной теории были прямо направлены против дарвинизма как в решении вопросов о размерах одного элементарного шага эволюции, так и о величине наследственных изменений, закономерно используемых в процессе эволюции. Но неправильно было бы противопоставлять мутационизм дарвинизму как теории, противоположно решающие только эти проблемы. Дарвинизм не является учением, абсолютизирующим постепенность развития. В этом отношении мутационизм как теория, абсолютизирующая прерывистость развития, противоположен не дарвинизму, а механоламаркизму. Дарвинизм же был основан на признании ведущего значения в эволюции не обязательно мелких наследственных изменений, а таких, которые не снижают жизнеспособности и коадаптированности, а напротив, могут в известных условиях их повысить. В большинстве же случаев такие изменения являлись мелкими.

Мутационизм не мог объяснить появления и развития целесообразности. Поэтому, как правило, он дополнялся различными автогенетическими и телеологическими идеями, с помощью которых делались попытки объяснить причины того, что внезапно возникшая новая форма сразу оказывается не только хорошо приспособленной к сложным условиям жизни, но и хорошо внутренне организованной. Примеры такого переплетения мутационизма с телеогенетическими теориями эволюции уже были обсуждены выше.

Среди ранних мутационистов должны быть названы палеонтологи Э. Зюсс и О. Геер. Зюсс выступил в 1863 г. против теории Дарвина в пользу теории видообразования путем внезапно наступающей массовой «перечеканки» форм. Он полагал, что многие виды, населяющие ту или иную область, остаются долгое время постоянными, но однажды под влиянием единой причины вспыхивает массовая их перечеканка. Больше геолог, чем биолог, Зюсс не задумывался над трудностями, возникающими при попытке объяснить механизм таких фронтальных перечеканок, происходящих одновременно не только у многих видов млекопитающих, но и у других животных и растений. Он был представителем очень редкой *эктогенетической разновидности мутационизма* и причины перечека-

нок усматривал в быстрых изменениях физико-химических и климатических факторов, возникающих на протяжении целых географических областей.

Палеоботаник Геер, как и Зюсс, выступил в 1868 г. в защиту идеи внезапного порождения новых видов путем перечеканки форм, однако при этом он настаивал на существовании целенаправленности в этих процессах, утверждая, что перечеканка форм идет в сторону совершенствования организации и управляется нематериальной высшей силой.

В. Вааген (Waagen, 1869), исследуя юрских аммонитов из группы Ammonites subradiatus, обнаружил значительные морфологические различия между раковинами из смежных геологических горизонтов. При переходе от одного горизонта к другому он наблюдал скачкообразные изменения какого-либо важного для систематики признака (например, лопастной линии). Эти резкие изменения во времени и были им названы мутациями. По данным Ваагена, эволюционный процесс идет под воздействием двух сил. Географические условия разнообразят ту или иную форму и этим путем возникают географические разновидности, т. е. подвиды. Внутренний же закон развития, действующий одновременно на всю массу организмов, хотя бы они и были распространены очень широко, действует спорадически и взрывом — мутацией, сразу изменяя не только видовые, но и признаки более высокого таксономического ранга.

В дальнейшем в палеонтологии «мутациями Ваагена» называли резкие изменения признаков, наблюдаемые при переходе из одного горизонта в другой, смежный. «Мутации Ваагена» — это скачки гораздо большего масштаба, чем те, которые когда-либо наблюдались у мутантных форм, изученных генетикой и селекцией. По существу это отдельный, довольно крупный фрагмент филогенетической ветви, оторванной от предыдущего и последующего не биологическими, а геологическими причинами.

Как и многие палеонтологи, сторонники мутационной гипотезы эволюции, Вааген отождествлял перерывы в геологической летописи, вторичные по своей природе, с результатами осуществленного фронтально массового скачка одного таксона в другой (новый вид, новый род и т. п.) Прерывистость рядов форм-аммонитов, установленная Ваагеном, — превосходный пример того, как прямолинейное

истолкование «факта» ведет к совершенно ошибочным теоретическим построениям. Известно, что эмпиризм — плохое подспорье для построения теории. Эмпиризм же таких палеонтологов, как Вааген, часто толкал их к ошибочным обобщениям в духе телеологического мутационизма.

В 7-й главе «Происхождения видов» Дарвину удалось подробно рассмотреть основную аргументацию раннего мутационизма, изложенную в уже упоминавшейся книге Майварта «О развитии видов» (Mivart, 1871).

Дарвин не отрицал a priori возможности видообразования одним скачком путем «инорождения» или через перечеканку форм. Однако, рассмотрев все за и против, он пришел к выводу о маловероятности такого способа видообразования.

Доводы Дарвина можно свести к следующим пунктам.

1. Культурные формы более изменчивы, чем дикие, и маловероятно, чтобы в условиях дикой природы могли часто встречаться такие резкие изменения, какие встречаются порой у культурных форм.

2. Опыт показывает, что резкие изменения у культурных форм бывают единичны и встречаются редко. Без специальной заботы и охраны они легко теряются. К тому же многие из них являются не новообразованиями, а возвратами к предковым формам.

3. В пользу постепенного характера видообразования говорит тот факт, что виды крупных родов сходны между собою в большой степени и имеют больше разновидностей, чем виды малых родов. Виды крупных родов собраны в небольшие группы, подобно тому как разновидности группируются вокруг типичных видовых форм.

4. Невероятно, что внезапные превращения видов не нашли бы своего отражения в эмбриональном развитии.

5. Невозможно допустить, что многочисленные взаимоприспособления частей организма и организмов к окружающим условиям возникли внезапно, не нарушив при этом строя приспособленности организма.

По Дарвину, хотя подавляющее большинство видов и образовалось путем прохождения многих последовательных ступеней, все же можно допустить, что в некоторых случаях переход от одного вида к другому совершался «более внезапным способом». «Но это предположение, — заключал Дарвин (1939), — не может быть допущено без

представления точных доказательств» (т. 3, стр. 457). Обсудив, таким образом, все доводы Майварта в пользу мутационного происхождения видов, Дарвин сделал следующий вполне определенный вывод: «Допустить все это, мне кажется, значило бы перейти в область чудесного, покинув область Науки» (там же, стр. 458).

Общей чертой, объединяющей позднейшие мутационистские работы XIX в., было стремление использовать в качестве аргументов не спорные данные палеонтологии или сравнительной морфологии, а прямые факты и материалы специальных опытов. Сама идея о мутационном происхождении видов и других таксонов от этого не получила более веских обоснований, но переход к поискам прямых фактов и к экспериментальному изучению вопроса был знаменателен как попытка нового подхода к изучению проблем эволюционной теории.

В 1886 г. де Фриз начал экспериментальные исследования над наследственной изменчивостью у Oenothera Lamarkiana, которые лишь через 15 лет завершились широким обобщением — публикацией мутационной теории эволюции. В 1894 г. вышла книга У. Бэтсона «Материалы к изучению изменчивости» (Bateson, 1894), направленная против идеи Дарвина о ведущем значении для видообразования мелких индивидуальных изменений. Бэтсон подчеркивал необходимость накапливать положительные знания о природе и характере изменчивости и выступил против натурфилософского спекулятивного подхода к изучению изменчивости. И тем не менее здесь же Бэтсон защищал экспериментально совершенно необоснованную мысль о видообразовательной роли крупных наследственных изменений — сальтаций. И у де Фриза кропотливая экспериментальная работа сочеталась с неудержимой фантазией, которая торжествовала, например, в его гипотезе «внутриклеточного пангенезиса». Однако стремление де Фриза и Бэтсона изучить наследственную изменчивость в условиях опыта и этим самым покончить с засилием беспочвенных гипотез, „объясняющих“ сущность наследственной изменчивости и эволюции, должно быть оценено положительно.

История раннего мутационизма завершается в самом конце века публикацией «гипотезы гетерогенеза» (Коржинский), которая будет рассмотрена ниже.

§ 3. Антидарвинизм в России

Неправильно представлять себе, что дарвинизм распространился в России без всякой оппозиции со стороны биологов. Против дарвинизма в России кроме Бэра выступили также Н. Я. Данилевский, С. И. Коржинский, Ф. Ф. Брандт, Э. Регель, И. П. Бородин, А. А. Тихомиров, И. Ф. Цион, Д. С. Михайлов, П. Ф. Лесгафт, Н Н. Страхов и некоторые другие ученые.

Антидарвинисты в России выступали с клерикальными, виталистическими, телеологическими концепциями, а также с позиций мехаиоламаркизма и мутационизма. Однако влияние идей дарвинизма на умы русских биологов значительно превосходило суммарное влияние всех других концепций эволюции. И в этом заключается едва ли не самая главная особенность развития эволюционной теории в России. Как и в других странах, в России некоторые ученые, вначале бывшие дарвинистами, затем по разным мотивам переходили на иные позиции, а иногда становились даже яростными его противниками. Например, Н. П. Вагнер (1860) был одним из первых пропагандистов учения Дарвина в России. С середины же 70-х годов он становится активным антидарвинистом, сторонником телеогенетической концепции эволюции. Страхов одним из первых в России выступил в защиту дарвинизма, а в 80-е годы стал инициатором похода против дарвинизма с позиций идеалистической теории Данилевского. А. П. Богданов, впервые в мире в 1862 г. использовавший дарвинизм в качестве идейной основы учебника по зоологии для средней школы, впоследствии также стал антидарвинистом. Путь Коржинского также проходил от дарвинизма к активному антидарвиновскому мутационизму. Бекетов, как уже отмечалось (см. главу 5, § 5), также проделал путь от дарвинизма через все более критическое его восприятие к механоламаркизму. Такие изменения позиций некоторых ученых иногда были связаны с изменением их общего мировоззрения, иногда же корни таких изменений надо искать в психологии их творчества.

Антидарвинистская концепция эволюции была сформулирована на Первом съезде русских естествоиспытателей зоологом Брандтом (1868). Выступая по частному вопросу (о морских коровах), он сделал резкие выпады против дарвинизма, заявив, что собирается «подсечь дарви-

низм под самый корень». В этой же работе он защищал мысль о телеологическом и крайне полифилитическом характере эволюции: «каждый хорошо отличаемый вид произошел от определенного, известного, силою развития снабженного зародыша, от которого мог произойти только этот, а отнюдь не другой какой-нибудь вид как конечная цель развития» (стр. 215).

Выступления против дарвинизма в России, как и в других странах, участились после 1871 г. Мысль о животном происхождении человека заставила отшатнуться от дарвинизма многих лиц, таких, например, как Цион (1878), отчасти Страхов (1883). С резким критическим разбором учения Дарвина о происхождении человека выступил В. А. Попов (1874). В статье о Дарвине, написанной в 1873 г., Страхов (1883) утверждал, что «всякий закон, открываемый в явлениях изменчивости и наследственности, ведет к опровержению теории Дарвина. Сила этой теории, вся ее привлекательность для умов заключается именно в предположении отсутствия законов, в сведении явлений на игру случайностей» (стр. 141, 142). Антидарвинисты-телеологи не могли понять, что в природе существует тенденция перехода случайного в необходимое и поэтому глубоко ошибочно абсолютное противопоставление ими случайного и закономерного.

Примером антидарвиновского телеологического эволюционизма клерикального толка могут служить взгляды Данилевского (1885). Как и большинство антидарвинистов, этот автор вначале пытался раскритиковать учение Дарвина. Он собрал воедино возражения, высказанные против дарвинизма за четверть века его существования. Эти возражения были сведены Б. Е. Райковым (1957; стр. 19) в следующие восемь пунктов, которые и приводятся ниже с некоторыми изменениями.

1) Дарвин неправ, проводя аналогию между изменчивостью у домашних и диких животных: у домашних изменчивость часто гораздо значительнее, чем у диких; 2) разновидности нельзя рассматривать как начинающиеся виды; разница между теми и другими не количественная, а качественная; 3) изменчивость у домашних животных никогда не переходит за пределы вида; 4) Дарвин сильно преувеличил значение искусственного отбора в об-

разовании пород: здесь имеет значение также скрещивание, внезапное появление новых признаков без накапливающего действия отбора и т. п.; 5) борьба за существование хотя и имеет место, но не играет в природе той роли, какую ей приписывает Дарвин, потому что редко достигает нужной для этого напряженности и не бывает беспрерывной; поэтому она не в состоянии производить новые формы; 6) естественный отбор в дарвиновском смысле в действительности вовсе невозможен, потому что полезные индивидуальные признаки непрерывно и очень скоро после их появления должны поглощаться скрещиванием; 7) теория Дарвина не объясняет появления бесполезных или даже вредных признаков, так как основана на накоплении отбором одних только полезных признаков; 8) в природе отсутствуют палеонтологические документы, которые доказывали бы правильность не только дарвинизма, но и эволюционизма вообще.

Проделав эту критическую работу, Данилевский был убежден, что полностью развенчал дарвинизм, ненавистный ему своим материализмом, и расчистил плацдарм для построения собственного учения о законах эволюции. Итог же его позитивной работы оказался очень скудным. Выдвинутый им «основной закон эволюции» был ничем иным, как заимствованным у Бэра и других телеогенетиков «стремлением к цели», которому к тому же был придан религиозный оттенок. Данилевский (1885) утверждал, что существуют «интеллектуального характера причины, произведшие и устроившие органический, да и весь мир» (т. 2, стр. 528). По воле творца развитие идет по плану, «имеющему в виду достижение определенной цели» (там же, стр. 526). Закономерный характер развития основан на предустановленных и предопределенных свыше планах (там же, стр. 289). Повторяя возражения многих зарубежных антидарвинистов, Данилевский утверждал, что в основе дарвинизма лежит вера во всесилие «слепого случая».

В блестящих полемических работах Тимирязев (1887, 1889) показал полную несостоятельность как критики Данилевским дарвинизма, так и его воззрений на причины эволюции. Особенно интересен ответ Тимирязева, который содержал образец глубокого понимания диалектики случайного и необходимого в процессе эволюции. Он (Тимирязев, 1939) отмечал, что с давних пор биологам «предла-

галось два исхода: слепой случай или causa finalis» (т. 7, стр. 310), но оба они были неудовлетворительны, и поэтому многие биологи хотя и выступали против телеологии, все же сознавали «свое бессилие от нее освободиться» (там же). Далее Тимирязев доказывает, что только открытие естественного отбора позволило биологам, наконец, выйти из этой дилеммы: «естественный отбор представляет ли нам нелепый случай или механизм, направляющий исторический процесс развития к определенному результату? Найдется ли какой-нибудь сложный механический процесс, дающий вполне определенный, вперед вычисляемый результат и не представляющий при более глубоком анализе, при рассмотрении в другом масштабе целого хаоса случайностей?... Убедите человека, садящегося в поезд Николаевской железной дороги с расчетом быть завтра в Петербурге, — убедите его, что эта уверенность основана на целом хаосе нелепейших случайностей. А между тем с философской точки зрения это верно. Какая сила движет паровоз? Упругость пара. Но физика нас учит, что это только результат несметных случайных ударов несметного числа частиц, носящихся по всем направлениям, сталкивающихся и отскакивающих... Мы вправе называть естественный отбор механизмом, механическим объяснением не потому, чтобы в основе его не лежало элементов случайности, а наоборот, потому что в основе всякого сложного механизма нетрудно найти этот хаос случайностей» (там же, стр. 315, 316).

Эти формулировки Тимирязева представляют собою образцы глубокого понимания диалектики необходимости и случайности.

Движущей силой эволюции, по Данилевскому (1885), служит «принцип морфологического совершенствования» (т. 2, стр. 194). Любопытно, что хотя этот принцип является не более чем перефразировкой «принципа стремления к совершенствованию», Данилевский резко критиковал его автора Нэгели за «невообразимую путаницу», внесенную им в теорию эволюции.

Вслед за Данилевским и Страхов (1887б) защищал мысль о существовании «высшего Закона» (стр. 119), управляющего развитием целесообразной организации живого и подъемом организации от простого к сложному, а также сообщающего организмам черты организации, бесполезные в данных условиях, но становящиеся необхо-

димыми в будущем. Таким образом, Страхов развивал такие же телеологические идеи, как и Данилевский, и строил их также на идеалистическом фундаменте.

Данилевский, как и Страхов, боролся против дарвинизма главным образом из-за общефилософских мотивов. Они считали это учение рассадником атеизма и материализма. В конце 80-х годов ряд авторов (В. И. Розанов, И. П. Семенов и др.) выступил с рецензиями и статьями, восхваляющими критику дарвинизма со стороны Страхова и Данилевского. Именно это-то обстоятельство и заставило дарвинистов взяться за перо. В 1886 г. с защитой дарвинизма и с критикой телеологических идей Данилевского выступил Шимкевич, а менее чем через год — Тимирязев со знаменитой статьей «Опровергнут ли дарвинизм?». С ответом на статью Тимирязева выступили Страхов, Фаминцын и Эльпе (Л. Попов). Тимирязев вновь выступил с критикой — на этот раз против Страхова.[2]

Холодковский (1888) подчеркивал, что хотя идеи Данилевского и произвели на читателей известное впечатление, но после статьи Тимирязева стало ясно, что опровержение дарвинизма и на этот раз оказалось совершенно несостоятельным.

В конце века антидарвинизм в России пополнился новым и, быть может, наиболее интересным вариантом мутационной теории эволюции.

Коржинский (1899) выступил с обоснованием «гипотезы гетерогенеза». Несмотря на то что уже через два года появилась мутационная теория де Фриза, идеи Коржинского получили довольно широкое распространение и поэтому заслуживают более подробного рассмотрения.

Как и многие антидарвинисты, Коржинский вначале пытался доказать, что борьба за существование и естественный отбор являются факторами, не только ограничивающими образование новых форм и пресекающими накопление вариаций, но более того — они являются началами, прямо враждебными эволюции, так как способствуют переживанию средних типов, т. е. поддержанию status quo. Если дарвиновские факторы неспособны фор-

---

[2] Подробное описание событий, связанных с этими выступлениями в поддержку Данилевского и с борьбой против этой волны антидарвинизма в России, которую вел Тимирязев, можно найти у Б. Е. Райкова (1957).

мировать новые виды, то какие же силы вынуждают живую природу к творчеству нового?

При построении теории гетерогенезиса Коржинский использовал фактический материал, который в основном уже приводился в работах Дарвина. Это были примеры «скачковых вариаций», зарегистрированных в разное время у культурных и диких растений и животных.

Главным звеном эволюции, как считал Коржинский (1899), является образование географической расы (proles), а ступенями ее формирования — возникновение подвида и вида. Образование новой расы рисовалось ему следующим образом: «среди потомства, происходящего от нормальных представителей какого-нибудь вида или расы и развивающегося при одних и тех же условиях, неожиданно появляются отдельные индивидуумы, более или менее уклоняющиеся от остальных и от родителей. Эти уклонения иногда бывают довольно значительны и выражаются целым рядом признаков, чаще же ограничиваются немногими или даже одним каким-либо отличием. Но замечательно, что эти признаки обладают большим постоянством и неизменно передаются по наследству из поколения в поколение. Таким образом, сразу возникает особая раса, столь же прочная и постоянная, как и те, которые существуют с незапамятных времен» (стр. 12).

Не один раз Коржинский подчеркивал, что для каждого вида гетерогенез — редко встречающееся явление. Далее, эволюционный процесс сводится к внезапному возникновению полового барьера (нескрещиваемости) между новой расой и ее родоначальницей и к возникновению новых гетерогенных вариаций. Редкость гетерогенеза связана, видимо, с необходимостью «избытка энергии» (стр. 87), которая должна накапливаться в половых клетках в течение нескольких поколений. Однако причины гетерогенеза, в частности причины редкости этого явления, направленности его в сторону усложнения или же упрощения строения и т. п., «остаются совершенно непонятными» (там же). Все же Коржинский сделал попытку ответить на вопрос о «самых общих причинах» гетерогенеза: «очевидно, что не во внешних условиях нужно искать причину этого явления, что здесь дело в каких-то внутренних процессах, в каких-то изменениях яйцевой клетки, о сущности которых, впрочем, мы не можем еще составить себе никакого понятия» (стр. 78).

Таким образом, гипотеза эволюции путем гетерогенеза покоится на сведении эволюционного процесса к процессу наследственной изменчивости (каждый отдельный акт гетерогенеза носит характер расо- или видообразования). Эта гипотеза проходит мимо проблемы целесообразности, она не только не отвечает на вопрос о ее причинах, но даже не ставит вопроса о связи между видообразованием и адаптациогенезом. Отвергнув открытые Дарвином законы эволюции, Коржинский сделал попытку объяснить причины прогрессивной эволюции, исходя непосредственно из фактов скачкообразной изменчивости. Однако, как и все его предшественники, он не смог вывести из фактов гетерогенной изменчивости необходимость эволюции в сторону общего усложнения и усовершенствования организации. Более осторожный исследователь, не втянутый в полемику по общим вопросам теории эволюции, вероятно, сумел бы просто обойти проблему причин прогресса или признать, что с его позиций эти причины неясны. Коржинский же пошел по стопам тех антидарвинистов, которые для объяснения причин прогресса выработали некоторый стандартный тавтологический и телеологический принцип «внутреннего стремления живого к прогрессу». Он только заменил слова и писал о существовании особой внутренне обусловленной «тенденции к прогрессу».

Взгляды Коржинского были подвергнуты критике не только такими дарвинистами, как Тимирязев, но и молодыми биологами: «Воззрение Коржинского, не обставленное пока никакими научными доводами, представляет собой пеструю смесь по существу не оригинальных идей с густой окраской субъективизма. Единственно оригинальное в нем — это доведенное ad absurdum представление о внутреннем стремлении организмов к совершенству, принимающие во взглядах автора-виталиста характер почти сознательной силы. Здесь автор покидает неблагодарную почву бесстрастной науки и апеллирует к высшему субъективному доводу — чувству...» (Талиев, 1900, стр. 278).

Подводя итоги, можно сказать, что антидарвинизм в России хотя и был значительно меньше распространен среди биологов, чем дарвинизм, все же был представлен почти всеми формами — от клерикального телеогенеза до гипотез «функционального приспособления» (Лесгафт) и ламарко-дарвинизма (Бекетов).

СОСТОЯНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В КОНЦЕ XIX в.

Нами уже отмечалось (см. главу 3, §1), что в течение последних полутора десятилетий XIX века в биологии в целом и в эволюционной теории появились существенно новые тенденции. Многие важнейшие особенности этого периода ранее уже подробно рассматривались. Задача этой главы состоит в попытке общей характеристики этих тенденций и в рассмотрении материалов, которые позволяют обрисовать состояние эволюционной теории в последние годы «догенетической» эры.

§ 1. Новые тенденции в биологии 80—90-х годов

Общим фоном, на котором возникли эти тенденции, было разочарование в познавательном могуществе «филогенетического метода» и стремление взамен спекулятивных построений и «многоэтажных гипотез» создать более фундаментальную фактическую базу для эволюционных обобщений.

Увлечение филогенетическими построениями приводило к тому, что изучение настоящего превращалось как бы в подсобное средство для познания прошлого и при этом началась деформация общих пропорций развития отраслей биологии. Возникли сомнения относительно правильности главных целей биологии как науки. Сторонники Геккеля исходили по существу из того, что вся биология должна обслуживать построение генеалогического дерева. В качестве главных задач эволюционной биологии называлось описание картины эволюции, установление родственных связей и происхождения таксонов. При этом в тени оставались исследования индивидуального разви-

тия, изменчивости, наследственности, структуры вида, динамики населения, борьбы за существование, механизмов изолирования и всех других факторов эволюции. Для этих исследований нужно было развитие новых направлений биологии и новых методов. Вот почему начиная с середины 80-х годов в биологии наблюдается все большее «понижение интереса к филогенезу» (Холодковский, 1923, стр. 158).

В 1914 г., выступая на заседании американской ассоциации содействия науке с обзором успехов зоологии, выдающийся цитолог Э. Вильсон вспоминал, с каким увлечением в течение первых 30 лет после выхода в свет «Происхождения видов» биологи взялись за воссоздание филогении и как изучение ныне существующих животных «было отнесено на задний план». По словам Вильсона, в конце 80-х годов многие биологи уже начали ощущать неудовлетворенность существующими методами и результатами филогенетического исследования и ходячими объяснениями эволюции. Это привело к тому, продолжал Вильсон (1923), что немало ученых отвернулось от исторических тем, так как полагало, что проблемы эволюции слишком выпячены в ущерб изучению вопросов, связанных с современными нам процессами жизни. Возникла неудовлетворенность традиционными методами наблюдения и сравнения, и биологи все больше обращались к экспериментальному методу, так как видели, что он сыграл «решающую роль во всех великих открытиях физико-химических наук» (стр. 118).

Все большее число биологов от описания истории органического мира, проблемы вида и видообразования переключалось на экспериментальное исследование причин изменчивости, эмбриогенеза и морфогенеза или на изучение тонкого строения клетки, механизмов оплодотворения, образования гамет, зиготы и т. п. В главе 3 уже указывалось, что в начале 80-х годов Ру начал создавать «механику развития», призванную изучать эмбриогенез животных точными методами, характерными для физико-химических наук, разработал метод «каузального анализа». Формировалась экспериментальная морфология растений (о школе Бонье см. в главе 6, § 4), о перспективах которой столь восторженно писал Тимирязев (1890), полагая, что «произвольное изменение растительных форм» откроет возможность «лепить органические формы» и из поколе-

ния в поколение увеличивать их наследственную устойчивость.

Известно, однако, что эти направления экспериментальной биологии, достигнув значительных частных успехов в воздействиях на онтогенез, не оправдали главных надежд, которые возлагали на них современники. Использованные методики позволяли получать значительные изменения типа морфозов, функциональных приспособлений, адаптивных модификаций, они углубляли знания закономерностей онтогенетической изменчивости, выявляли пластичность морфогенетических реакций, но они не приблизили решение вопроса о причинах и механизмах наследственной изменчивости, о первых шагах образования новых адаптаций.

Излишне резкое противопоставление экспериментального и исторического методов, отсутствие экологического подхода при выборе и дозировке факторов для экспериментального воздействия на онтогенез и некоторые другие ошибки, характерные для механики развития и экспериментальной морфологии, не могли не привести оба эти направления в теоретические тупики: с одной стороны — к неовитализму (Дриш), с другой — к механоламаркизму.

Наряду с ростом интереса к экспериментальному изучению онтогенеза на очередь были поставлены не менее фундаментальные проблемы познания материальных основ наследственности и наследственной изменчивости, которые тесно связывались с изучением клетки, с использованием новой микроскопической техники и новых методик окрашивания.

Р. Гольдшмидт (1920) писал, что «когда Г. Мендель умер почти через двадцать лет после своего поразительного открытия, открытая им область исследования оставалась все в том же положении, без всяких изменений. В эпоху, захваченную всецело разработкой теории Дарвина, Мендель и его открытия остались в стороне» (стр. 274). Однако во второй половине 80-х и в 90-е годы все больше биологов приходило к заключению, что дальнейшее развитие эволюционной теории невозможно без исследования законов изменчивости и наследственности, а некоторые из них считали установление этих законов даже центральной задачей эволюционной теории.

Важнейшей тенденцией развития эволюционной теории конца XIX в. было стремление к получению точных зна-

ний о материальных носителях наследственности, их строении, локализации и т. п., и о законах изменчивости. Все большей становилась неудовлетворенность множеством гипотез наследственности и изменчивости из-за их явно спекулятивного характера. Мы не будем здесь касаться этих гипотез подробнее, так как они рассматриваются в историях соответствующих наук (генетики, цитологии, эмбриологии). В эти годы были достигнуты значительные успехи цитологии, вызванные, с одной стороны, усовершенствованием микроскопа, прогрессом техники окрашивания препаратов, изобретением микротома, а с другой — началом изучения тонкого строения клетки и ее органелл (особенно хромосом), которое оказалось столь важным для познания материальных основ наследственности.

Примерами попыток экспериментального изучения законов изменчивости могут служить работы де Фриза и Гальтона. В 1886 г. де Фриз начал экспериментальные наблюдения над мутационной изменчивостью у энотеры, которые продолжал затем в течение почти полувека. Выясняя законы наследования признаков, более или менее уклоняющихся от среднего значения, Гальтон применил статистические методы к изучению в ряду поколений величины семян душистого горошка, а также некоторых признаков у человека. Полученные данные как будто свидетельствовали в пользу частичного наследования таких уклонений. На этих данных был построен «закон регрессии» (Galton, 1889), согласно которому наследуется не все отклонение признака от нормы, а лишь известная его часть (регрессия), т. е. будет наблюдаться только частичный возврат к средней величине. Позднее им был сформулирован «закон смешения признаков предка в поколениях» (Galton, 1897). Оба эти закона подводили биометрическую основу под представления Дарвина о наследовании индивидуальных отличий и в доменделевскую эпоху являлись, как казалось, фундаментальным подтверждением дарвиновских представлений об эволюции.

В области цитологии и теории оплодотворения были сделаны важные открытия, явившиеся фундаментом многих созданных в те годы гипотез наследственности. К. Шнейдер, И. Чистяков и Э. Страсбургер еще в 1873—1875 гг. описали процесс митотического деления клеток и обратили внимание на некоторые особенности поведения хромосом. О. Гертвиг, Г. Фоль и некоторые другие ученые

в 1875—1884 гг. установили, что во время оплодотворения первичное ядро зародыша возникает путем слияния ядер сперматозоида и яйцеклетки. В. Флемминг в 1888 г. открыл явление продольного разделения хромосом, которое происходит в несколько фаз и носит строго закономерный характер (образование веретена, расхождение хромосом к полюсам и т. п.). Несколько позднее Т. Бовери и Страсбургер установили закон постоянства числа хромосом (число хромосом строго специфично для каждого вида), а Э. ван Бенеден обнаружил, что в соматических клетках насчитывается вдвое большее число хромосом, чем в половых клетках. Наконец, В. И. Беляев и О. Гертвиг описали процесс мейоза и этим самым объяснили механизм редукции числа хромосом.

Переключение основного внимания на проблемы онтогенеза, на согласование теории наследственности с данными цитологии, теории оплодотворения и эмбриологии привело к тому, что участились попытки строить общую теорию эволюции, основываясь исключительно на данных из области онтогенеза. Примером такого рода общей теории органического развития является учение о биогенезе, обнародованное в 1898 г. О. Гертвигом во втором томе его книги «Клетка и ткани» (Гертвиг, 1900).

Наряду с накоплением фактов в области цитологии и теории оплодотворения продолжалось интенсивное выдвижение гипотез наследственности. Вслед за гипотезами «пангенезиса» (Дарвин), «физиологических единиц» (Спенсер), «корневища» (Гальтон) и «зародышевой плазмы» (Вейсман) было выдвинуто множество разнообразных представлений о сущности наследственности. Например, Нэгели выдвинул теорию идиоплазмы, Геккель — гипотезу перигенезиса пластидул, Гертвиг — теорию биогенеза, де Фриз — учение о внутриклеточном пангенезисе и т. п. С собственными гипотезами наследственности и индивидуального развития выступили Ру, Страсбургер, Нуссбаум, Иегер, Сакс, Ферворн, Дриш и многие другие биологи. По словам О. Гертвига (1900), «почти каждый исследователь появлялся на сцене с несколькими сочинениями... о наследственности... Нити перекрещиваются и переплетаются. Взгляды, выдвигаемые одною стороною, подвергаются нападкам другой стороны, видоизменяются и развиваются далее» (стр. 307).

По всем основным вопросам высказывались противоположные мнения. Субстратом наследственности считали хромосомный аппарат, клетку в целом, обмен веществ и т. п. Влияние сомы на зародышевую плазму отрицалось, или признавалось, обсуждались разнообразные его механизмы. Проводилась мысль о персональном представительстве каждого признака в редуцированном состоянии в корпускулах вещества наследственности или же доказывалось, что признаки организма представляют собою новообразования, индуцированные воздействиями внешних факторов, и т. п. Для эволюционной теории важнее всего было изучение ставшего остро дискуссионным вопроса о наследовании приобретенных признаков. В конце XIX в. именно проблема наследования являлась основной почвой для образования противоположных учений о причинах эволюции.

Об изменениях в указанной проблеме, произошедших за тридцатилетие после 1859 г., удачно написал Филипченко (1926): «Дарвин признавал наследственность приобретенных свойств, стоя в этом отношении на той же точке зрения, как Ламарк, Жоффруа Сент-Илер и вообще все его предшественники. Впрочем, в то время этот вопрос не возбуждал вообще ни у кого особенных сомнений. За 30 лет, прошедших с появления „Происхождения видов“ до выхода в свет „Дарвинизма“ (Уоллес, 1889), положение этого вопроса резко изменилось и он стал очень спорным, причем одни стояли за наследственность приобретенных свойств, придавая ей значительно большее значение, чем Дарвин, другие же решительно отрицали эту возможность» (стр. 70).

§ 2. Некоторые особенности эволюционной теории в конце XIX в.

Неизученность генетических основ эволюционного процесса оставалась одним из наиболее уязвимых пунктов эволюционизма XIX в., включая и дарвинизм. Поэтому гипотеза наследования приобретаемых признаков не только удерживалась, но и сохраняла прочное положение как отвечающая критериям очевидности, здравого смысла и логической стройности. По авторитетному свидетельству А. Н. Северцова (1967), «в 90-х годах прошлого столетия и в самом начале нынешнего века на первый план вы-

двигается в качестве всеобъясняющего принципа неоламаркизм (имеется в виду механоламаркизм — *К. З.*), что в значительной степени объясняется господствующим в этот период увлечением экспериментальной эмбриологией» (стр. 124).

Борьба между неодарвинизмом и неоламаркизмом велась очень напряженно. Она не могла в то время окончиться победой теории отбора, так как еще предстояло создать науку о наследственной изменчивости, без которой оставался неясным вопрос о сырьевом материале для работы отбора, а также установить сам факт существования отбора в природных популяциях и его основные формы. В конце прошлого века многим казалось, что ближе к истине стоит неоламаркизм.

Перед концепцией естественного отбора стоял ряд затруднений. Наиболее важными были следующие: 1) существование многочисленных признаков, не имеющих адаптивного значения, в том числе тех, по которым различались виды («видовых признаков»); 2) неясность вопроса о селективном значении мелких индивидуальных изменений, которые, по Дарвину, образуют материал для действия отбора в природе. Не остаются ли они недоступными для отбора, так как их полезный эффект (если он есть) слишком мал и лежит ниже порога его дифференцирующей способности; 3) бесплодие гибридов между близкими видами; 4) нивелирующее действие свободного скрещивания (панмиксии). Г. Конн (Conn, 1900) описывал такие случаи неадаптивных признаков, как направление закрученности и цветные пятна раковин у моллюсков, мозолистые затвердения на ногах копытных, слабые различия в окраске у разных близких видов птиц и т. п. На этом основании он предлагает разграничивать видовые (неадаптивные) и адаптивные признаки и вслед за Копом ограничивает действие естественного отбора только адаптивными признакими. Конн утверждает, что сторонники универсализации принципа отбора «приходят к утверждению о полезности всех признаков не от наблюдений, а просто от их веры в силу закона естественного отбора» (стр. 79). При этом он ссылается на представления Уоллеса, согласно которым не только все видовые признаки, но и вообще все существующие признаки полезны, и доказывает, что эта точка зрения «близка к абсурду».

Это преувеличение, допущенное Уоллесом, было реакцией на критику дарвинизма с помощью тезиса о неадаптивности как видовых признаков, так и первоначальных уклонений. В ответ на ошибочный силлогизм: раз видовые признаки неадаптивны, значит, естественный отбор не может иметь отношения к образованию видов, Уоллес выдвинул мысль об адаптивности всех признаков. Преодоление затруднения с помощью отрицания или игнорирования известной группы фактов всегда в итоге оказывается мнимым.

Для вдумчивых дарвинистов той эпохи упомянутые выше затруднения представлялись крайне серьезными. Возникал вопрос: в какой мере факты, лежащие в основе этих затруднений, обесценивают гипотезу естественного отбора? Вполне закономерно поэтому, что дарвинисты искали дополнительные принципы, которые позволили бы так или иначе преодолеть эти затруднения. Можно выделить два таких дополнительных принципа. Неодарвинисты (Вейсман, Уоллес и др.) хотя и выдвигали ошибочные дополнения, вроде гипотезы «зачаткового отбора» или тезиса о полезности всех без исключения признаков и т. п., стремились с их помощью укрепить основы теории отбора, а дарвинисты других направлений делали дополнения, которые в той или иной мере ослабляли ее. Вот почему начало экспериментального изучения действия естественного отбора в природе (см. § 3 этой главы) должно рассматриваться как начало новой эпохи в развитии эволюционной теории.

Наряду с усилением аргументации в пользу основных доктрин эволюции в рассматриваемые годы возникла тенденция к эклектическому соединению дарвинизма с механоламаркизмом или к дополнению дарвинизма ортогенетическими гипотезами.

Примером учений, в которых делались попытки соединить ламаркизм с дарвинизмом, может служить концепция ле Дантека (1899), который стремился к синтезу «самых лучших частей» ламаркизма и дарвинизма и утверждал, что «между неодарвинистами и неоламаркистами существует меньшее разногласие, чем это кажется» (стр. 293). Он выступал против психоламаркизма, против антропоморфических понятий, таких, например, как «память про-

топлазмы», и призывал к созданию биохимической основы теории эволюции. Не отрицая значения случайности в эволюции, ле Дантек считал, что основные и общие законы эволюции вытекают из реакций ассимиляции, присущих белковым существам начиная с бактерий. Именно из законов «элементарной жизни» (стр. 302) и выводил ле Дантек такие свойства живого, как наследственность и наследование приобретенных свойств. Он утверждал, что ему удалось примирить неоламаркизм с неодарвинизмом и создать новую теорию эволюции, которая основана как на признании наследования приобретенных признаков «доказанною истиной» (стр. 192), так и на признании естественного отбора «замечательным законом, облегчающим понимание видообразования» (стр. 281).

По мнению ле Дантека, естественный отбор признается всеми: «В этом отношении между людьми науки не существует разногласий: последователи Ламарка и дарвинисты здесь вполне сходятся» (стр. 281). В другом месте он писал: «Все согласны в признании громадной важности принципа естественного отбора для образования видов и с этой стороны торжество Дарвина полно и неоспоримо» (стр. 291). Однако без наследования приобретенных признаков процесс эволюции объяснить нельзя. Критикуя неодарвинистов, ле Дантек считал, что с их точки зрения и «Дарвин не был достаточно дарвинистом, так как он серьезно отнесся к принципу... наследования приобретенных признаков и считал этот принцип необходимым, и только одного естественного отбора недостаточно для объяснения эволюции» (стр. 273).

Так называемая *«инерциальная» гипотеза эволюции* предложенная Л. Додерлейном (Döderlein, 1887, 1888) может служить примером попытки «дополнения» дарвинизма ортогенетической концепцией эволюции.

Одна из трудностей, которые испытывал дарвинизм того времени, была связана с изучением явлений переразвития отдельных органов до таких степеней, при которых они не только переставали быть адаптивными, но, как полагали, становились уже вредными. Палеонтологами были показаны случаи такого переразвития (гиперморфоза) рогов, зубов, разных выростов, которые предшествовали вымиранию видов (ирландский торфяной гигантский олень, саблезубые тигры, мамонты, стегозавры и др.)

Было непонятно, как при наличии отбора могли образоваться и далее развиваться такие неадаптивные стадии развития органов. Почему давление отбора не остановило процессов развития органов где-то на границах нормы или же на стадии еще малой вредности? Согласно представлениям Додерлейна, первоначальное эволюционное развитие группы совершается под действием естественного отбора. Но отбор обусловливает процесс эволюции только до момента образования максимально целесообразного строения органа. Если филогенетическое развитие идет далее, то оно может совершаться только по инерции. Фактором, определяющим такую неадаптивную эволюцию органа (эксцессивный рост, переразвитие), по мнению Додерлейна, выступает некая «сила инерции» (vis inertiae). Сущность этой силы, по его мнению, пока неопределима, а, возможно, и в принципе малоопределима. Фаза эволюции под влиянием «инерционных сил», как полагал Додерлейн, длится вплоть до вымирания вида.

Таким образом, Додерлейн механически объединил дарвинизм (объяснение адаптивной фазы эволюции) с идеей, близкой *финалистическому ортогенезу* (объяснение эволюции действием неизвестной силы инерции в сторону гиперморфоза и вымирания). Явление одностороннего непропорционального развития отдельных органов, приводящее к превращению высокоцелесообразных образований во вредные, исследовалось и во многих работах более позднего времени. Были обнаружены крайние формы гиперморфной эволюции, такие как переразвитие клыков у одного вида саблезубого тигра (Eusmilus sicarius), которые, достигнув огромной длины и изогнувшись, образовали как бы намордник, крайне затруднили питание животного и, видимо, действительно были причной вымирания группы. Находка новых саблезубых форм, в частности и среди сумчатых хищников (плиоценовая Thylacosmilox atrox из Аргентины), показала, что гиперморфная эволюция одного и того же органа (в данном случае верхних клыков) совершалась многократно и происходила параллельно. Изучение ныне живущей дикой свиньи бабирусса с о. Целебес, разросшиеся клыки которой своими загнутыми концами иногда врастают в череп, позволило доказать, что даже далеко зашедшее гиперморфное развитие органа не всегда приводит к вымиранию группы. Существование «силы инерции» этими работами не было

подтверждено. Кажущаяся «инерционность» в эволюции эксцессивных структур и органов ныне объясняется с позиций теории естественного отбора. Но для этого надо учитывать противоречия, в которые вступает отбор с силами различных жизненно важных корелляций, а также противоречия между такими формами отбора, как индивидуальный и групповой, половой, внутривидовой и возрастной и т. п.

Хотя в последнее десятилетие века и наблюдался спад интереса к телеологическим идеям, объясняющийся, видимо, общим спадом интересов биологов к филогенетическим спекулятивным построениям, все же критика дарвинизма продолжалась и с телеологических позиций. Например, Г. Вольф (Wolff, 1898) в ряде статей выступил с утверждением, что «телеологическая постановка вопроса не бесплодна..., она единственно отвечает сущности дела» (Вольф, 1904, стр. 184). Целесообразность органической природы изначальна и естественный отбор поэтому не формирует ее, как это полагают дарвинисты. Отбор является «вторичным агентом» (стр. 160) и может лишь усиливать или ослаблять предсуществующие приспособления. Вольф упрекает теорию отбора в априоризме и абстрактности, так как ею не может быть объяснен ни один конкретный случай органообразования, например образование парных или сериальных гомодинамных органов, образование сложносистемных органов, вроде глаза, слухового аппарата и т. п. По его мнению, отбором не может быть объяснено регрессивное развитие органов, и поэтому Дарвин не случайно так часто толковал этот тип развития в ламаркистском духе (как следствие неупражнения). Такого рода критика дарвинизма была явно эпигонской, но она имела и положительное значение, так как обращала внимание на объективно уязвимые (в силу недостаточной разработанности) части дарвинизма.

Не следует думать, что новые тенденции в развитии биологии привели к упадку в целом все филогенетическое направление исследований. Если филогенетические построения в стиле Геккеля и начали утрачивать свое значение, то это не значило, что зашел в тупик весь фронт морфологических исследований, опиравшихся на сравнительно-анатомические, эмбриологические и палеонтологические данные, и стремившийся к установлению закономерностей эволюции. В течение второй половины 80—

90-х годов на этом участке работ были достигнуты значительные успехи.

Крупным успехом эволюционной теории, основанном на анализе сравнительно-морфологического и палеонтологического материала, было установление *закона необратимости эволюции* (Dollo, 1895, 1896). Первоначальная его формулировка была такова: организм не может хотя бы частично вернуться к предшествующему состоянию, которое было уже осуществлено в ряду его предков. Позднее, уже в XX в., Долло сделал уточнение, согласно которому организм не может возвратиться к строению своих предков даже и в том случае, если он окажется в условиях существования, практически тождественных тем, которые занимали его предки (Dollo, 1912). Основой закона необратимости эволюции Долло считал принцип «неразрушимости прошлого», согласно которому организм при любых обстоятельствах всегда сохраняет какой-нибудь след древнейших и промежуточных этапов развития, которые были пройдены его предками. Развитие происходит с обязательным удержанием каких-то моментов или следов старых структур. Поэтому-то исключена возможность полной реверсии.

Долло полагал, что если адаптация органа ведет к его коренному изменению (например, потеря боковых пальцев в эволюции ступни копытных), то орган не может вернуться в исходное неспециализированное состояние. Переход позвоночных от первично-водного образа жизни к наземному ведет к замене плавников конечностями. После вторичного перехода наземных позвоночных к водному образу жизни они ни в одном случае не приобрели плавников, но возникали новые системы (ласт).

Интересный довод в пользу необратимости эволюции был обнаружен при изучении рудиментарных образований. У современной кожистой черепахи Dermachelys coriacea закладывается, но далее не развивается мозаика кожных костей вторичного панциря. Взрослые черепахи имеют два рудиментарных панциря: первичный, состоящий из реберных и краевых пластинок на спине, а также остатков костей на брюхе, и вторичный, в виде рассеянных небольших звездчатых окостенений в коже.

«Закон Долло» следует отнести к одному из самых глубоких обобщений в эволюционной морфологии прошлого века.

Среди закономерностей большого филогенеза он стоит на столь же почетном месте, как и закон естественного отбора — среди законов, причинно объясняющих механизм самого эволюционного процесса.

В законе Долло находит свое воплощение принцип поступательности развития, его аккумулятивный характер. В нем отражена также важная характеристика развития как процесса, включающего в себя лишь неполные возвраты к прошлому с удержанием признаков новообразований. Возвраты к старому способу питания и образу жизни могут вызвать образование структур и органов, подобных давно утраченным предками, но такие возвраты всегда происходят на новой генотипической и гистоэмбриологической основах. Так, например, при переходе к паразитизму некоторых иглокожих (Dendrogaster) у них возникает кожно-мускульный мешок (т. е. возврат к организации предковых червеобразных форм). Однако, если у предков в образовании кожно-мускульного мешка участвует гладкая мускулатура, то у дендрогастер — поперечно-полосатая. Иначе говоря, налицо не истинная реверсия, а явление, которое можно назвать неореверсией (Вагин, 1951).

В 1898 г. вышла книга Э. Менерта «Биомеханика, основанная на принципах органогенеза» (Mehnert, 1898). В этой работе был сформулирован «закон Менерта», констатирующий существование тенденций к более ранней закладке в онтогенезе тех органов, которые филогенетически изменялись прогрессивно. Например, наиболее развитый средний палец ноги у зародыша страуса закладывается раньше боковых. Эта закономерность во многих работах использовалась в качестве довода в пользу принципов механоламаркизма, хотя в действительности эта эволюционно-морфологическая закономерность может быть превосходно истолкована и с дарвинистских позиций.

§ 3. Изучение естественного отбора

Развитие эволюционной теории в первую очередь зависело от исследованности главных законов эволюции, т. е. ее движущих сил. Но после победы эволюционизма до самого конца XIX в. движущие силы эволюции по существу не исследовались глубже, чем это сделал Дарвин.

Как сторонники, так и противники дарвинизма много спорили о значении естественного отбора, применяли или отвергали этот принцип для объяснения развития тех или иных приспособлений, но не искали прямых методов проверки существования самого отбора в природе и способов его действия. Между тем наука того времени не располагала прямыми данными как о существовании самого механизма естественного отбора в природе, так и о тех исключительных функциях, которые приписывались ему дарвинистами. Накапливалось множество доводов в пользу наличия отбора в природе, но существовало и много возражений, о которых уже говорилось.

В течение трети века теория естественного отбора основывалась на аналогиях с искусственным отбором, на косвенных доказательствах, построенных «от следствия к причине», т. е. на анализе уже сформированных адаптаций, который свидетельствовал в пользу их происхождения с помощью отбора. По мнению Роменса (1899), существовало три главных доказательства функционирования естественного отбора и все они принадлежали еще самому Дарвину: 1) вытеснение одними видами других, широкое размножение одних видов и резкое снижение численности и встречаемости других; 2) отсутствие признаков, которые служили бы исключительно для пользы какого-нибудь другого вида; 3) образование домашних пород в процессе искусственного отбора.

Экспериментальное изучение естественного отбора в природе и в модельных опытах положило начало новому этапу в познании движущих сил эволюционного процесса. Оно позволило перевести все учение об отборе, его формах и многообразной роли в эволюции с уровня вероятной гипотезы на уровень точно установленных фактов и законов.

Первые эксперименты по исследованию естественного отбора были проведены лишь в самом конце прошлого века. Следует особо остановиться на исследованиях, выполненных представителями школы английских зоологов-дарвинистов. Е. Паультон и С. Сандерс (Poulton a. Sanders, 1899) сообщили о первых опытах с моделированием естественного отбора на бабочке-крапивнице (Vanessa urticae). Несколько сот ее куколок было положено на различные субстраты: на кору, изгородь, стену и на листья

крапивы. Регистрация их истребления птицами показала, что крапива действительно служит наиболее защищающим фоном. Так, впервые было экспериментально подтверждено существование избирательной элиминации насекомых, а также возможность селекционного происхождения покровительственной окраски.

В этом же 1898 г. В. Уэлдон опубликовал результаты многолетнего исследования популяции крабов (Carcinus maenos) из бухты Плимута в Англии. Было замечено, что после постройки мола ширина головогруди крабов этой популяции достоверно уменьшалась. Автор показал, что такое изменение является следствием избирательной гибели крабов из-за загрязнения жаберной полости илом, поднимаемым со дна винтами пароходов и застаивающимся в загороженной бухте. Далее в специальном аквариуме был поставлен опыт, в котором 248 крабов из природы жили в условиях постоянно взмучиваемого ила. Оказалось, что у 154 погибших экземпляров жаберные полости были забиты илом. Биометрические измерения показали, что у выживших относительная ширина головогруди была меньше, чем у погибших, т. е. изменение этого признака в опыте моделировало процесс, обнаруженный в природе.

Эта работа Уэлдона получила очень широкую известность и вошла в большинство монографий и учебников по теории эволюции. Она положила начало изучению естественного отбора комбинированным экспериментально-биометрическим методом с помощью сравнительных исследований природных популяций и модельных опытов в лаборатории.

После сильной снежной бури на севере США Г. Бэмпес (Bumpus, 1897) нашел 136 окоченевших воробьев, из которых 72 экземпляра ожили, а 64 — погибли. Отвечая на вопрос — является ли буря агентом отбора, Бэмпес биометрически установил, что погибшие птицы в среднем были длиннее и тяжелее выживших (при сравнении одновозрастных экземпляров). Уцелевшие имели более длинную грудину. Таким образом, выжили в общем более мелкие экземпляры с относительно более мощной грудной мышцей, т. е. с лучшими полетными данными и с лучшей защитой внутренних органов.

Казалось, успешное применение эксперимента и методов биометрии к изучению естественного отбора

в природных и модельных популяциях сулит самые радужные перспективы развитию этого нового направления эволюционной теории. Английская школа статистиков-эволюционистов была на вершине успехов и разрабатывала планы обширных исследований. Никто не мог и подозревать, что через 2—3 года этому перспективному направлению экспериментального дарвинизма будет нанесен сильный удар со стороны генетиков-менделистов и развитие таких работ будет надолго заторможено.

В гипотезах органического или совпадающего отбора впервые была сделана попытка научного синтеза теории эволюции на основе отбора с данными о функциональных адаптациях, используемых ламаркизмом для доказательства возможности эволюции путем прямого приспособления на основе наследования приобретенных признаков. В этой попытке особенно важно было то, что делалась она с позиций дарвинизма, так как законом накопления новых адаптаций признавался механизм селекции.

Авторами этих гипотез были зоопсихологи Д. Болдуин (Baldwin, 1896) и Ллойд Морган (Morgan, 1896), а также палеозоолог Г. Осборн (Osborn, 1897). Сформулировали они ее независимо друг от друга и в несколько различных редакциях. Поэтому и названия она получила разные: гипотеза «органического отбора», или «отбора совпадающих изменений», а также «онтогенетического отбора».

Фактической ее основой послужили данные о так называемом «параллелизме наследственной и ненаследственной изменчивости», т. е. о сходстве реакций поведения или морфологических признаков, одинаковых по проявлению, но различающихся тем, что одни из них были фиксированными и не изменялись в онтогенезе под влиянием различных условий развития и внешних воздействий, а другие — лабильными и обратимыми. На подобном материале строились доказательства, приводимые механоламаркизмом в пользу наследования приобретенных признаков. Считалось «очевидным», что длительное воспроизведение обратимых реакций или признаков само по себе стабилизирует их и превращает в константные образования. Неодарвинисты же, напротив, считали очевидным, что модификационная «ненаследственная» изменчивость является несущественной для эволюции, а потому и игнорировали сам факт параллелизма признаков, являющихся проявлением онтогенетических адаптаций (модификаций)

со строго фиксированными признаками, которые только и признавались «наследственными».

Ход рассуждений авторов обсуждаемой гипотезы заключался в следующем. Если какая-нибудь реакция поведения или морфологическая особенность, возникшая в порядке функциональной или онтогенетической адаптации, оказывается полезной, ее берет под охрану естественный отбор. Если эта адаптация сохраняет эффективность длительное время, то становится очень вероятным появление наследственных изменений, совпадающих с нею по своему проявлению, т. е. появляется мутация, названная впоследствии «генокопией адаптивной модификации». Далее, генотипы, способные производить фиксированные формы, постепенно замещают в популяции генотипы, обладающие лабильной, обратимой формой этого же приспособления. Наконец, наступает момент, когда обратимая (модификационная) форма проявления адаптации полностью заменяется фиксированной формой, т. е. происходит как бы процесс «наследования приобретенного признака». Однако «ламаркистской» здесь является лишь видимость процесса, а его сущность состоит в появлении «совпадающих» мутаций и в селективном вытеснении из популяции форм, адаптации которых основаны на функциональной (онтогенетической) пластичности.

С возражениями против гипотез органического или совпадающего отбора выступил ряд биологов. Чтобы показать «беспомощность этих гипотез», Плате (Plate, 1903) обсуждал следующий схематический пример. Предположим, что какой-то вид антилопы имеет мышцу ноги толщиной в среднем 7 см, а несколько особей-мутантов на 1 см толще. Если для выживания требуется толщина мышцы ноги в 8 см, то все или почти все особи будут быстро доводить их до требуемого размера в порядке онтогенетического приспособления (усиленное упражнение). Но если для выживания потребуется толщина мышц в 14 см, то вероятнее всего, что выживут 8-сантиметровые мутанты. Однако, рассуждал Плате, эти мутантные особи «не располагают никакими средствами распознания друг друга» и при скрещиваниях неизбежно смешение их средним типом и сглаживание исходного врожденного увеличения мышцы на 1 см. Как видно, критика Плате сводилась к ссылке на все тот же «кошмар Дженкина». Делаж (Delage, 1900) обращал внимание на то, что опто-

генетические адаптации, как правило, вызывают настолько более крупные изменения (чем их могут вызвать наследственные изменения), что о замещении, совпадении и т. п. явлениях не может быть и речи. Индивиды, слабо изменившиеся в благоприятном направлении, не могут иметь преимущества перед индивидами, сильно изменившимися в том же направлении, даже и при условии, что эти их изменения имеют наследственный характер. Поскольку крупные изменения возникают, как правило, на основе онтогенетических адаптаций, их и должно вполне хватить для действия отбора, который пойдет в сторону накопления и закрепления способностей к широкой модификационной изменчивости, а не к ее замещению наследственно-фиксированными признаками.

Среди позднейших оценок работ Болдуина, Моргана и Осборна наиболее интересны — у Шмальгаузена.

Характеризуя предшественников развиваемой им гипотезы стабилизирующего отбора, Шмальгаузен (1939б) писал, что «мысль о значении такого рода отбора принадлежит зоопсихологам Ллойлу Моргану и Д. Болдуину, которые таким образом пытались объяснить возникновение инстинктов на базе индивидуально приобретаемых привычек. Отбор совпадающих вариаций Болдуин не совсем удачно назвал «органическим» отбором. К этим взглядам частично примкнул Г. Осборн» (стр. 50).

Объясняя причины неуспеха этих гипотез, Шмальгаузен подчеркивает непоследовательность Ллойда Моргана и Осборна, их уступки ламаркизму (признание целесообразных реакций изначальным свойством живого). Однако далее Шмальгаузен пишет, что «у Болдуина мы находим вполне дарвинистические формулировки, а Паультон ясно высказывает мысль, что сама индивидуальная приспособляемость развивается в результате естественного отбора» (стр. 51). Позднее Шмальгаузен (1946) дал следующую оценку гипотез совпадающего или органического отбора: «Только у Л. Моргана, Болдуина и ряда других дарвинистов мы находим превосходную, до сих пор непревзойденную разработку этого вопроса с дарвинистических (в общем) позиций. К сожалению, позднейшие успехи генетики привели к распространению неодарвинистических представлений. Адаптивным модификациям при этом не отводилось вообще какого-либо места среди факторов эволюции» (стр. 290, 291).

В начале века многим казалось, что гипотеза органического—совпадающего отбора является каким-то компромиссом между дарвинизмом и ламаркизмом.[1] Так думали и сами ее авторы (Osborn, 1897; Baldwin, 1902). На самом же деле в гипотезах Болдуина—Осборна—Ллойда Моргана делалась первая попытка развить теорию естественного отбора, включив в нее новейшие для того времени данные, полученные экспериментальной морфологией и эмбриологией, а также экологическими наблюдениями за онтогенетической приспособляемостью.

Если Вейсман — Уоллес соединяли идею отбора с мыслью о пассивности фенотипа и строили теорию эволюции, игнорируя роль так называемой «ненаследственной изменчивости», то в гипотезах органического — совпадающего отбора роль онтогенетической приспособляемости оценивалась правильно и рассматривалась в качестве первой фазы в процессе выработки стабильных адаптаций. Представление об отборе так называемых «совпадающих изменений» основано на развитии дарвинистских идей, включавших как мысль о важной роли в эволюции онтогенетических адаптаций, так и мысль о селекции неопределенных изменений. Эту концепцию неправильно квалифицировать как промежуточную между дарвинизмом и ламаркизмом. В гипотезе органического отбора впервые было высказано положение о возможности закрепления онтогенетических адаптаций с помощью селекции мутантов, имеющих признаки, совпадающие с уже существующими адаптациями и как бы фиксирующими их наиболее оптимальное проявление.

В заключение следует остановиться на попытках преодолеть противоречие, которое создалось в теории естественного отбора из-за неразработанности вопроса об элементарных единицах эволюционного процесса. По своей природе процесс естественного отбора может осуществляться только среди множества организмов, образующих статистически насыщенный ансамбль, т. е. в местных попу-

[1] В книге Делажа и Гольдсмит (1916) эти гипотезы помещены в раздел под характерным названием «Промежуточные теории между дарвинизмом и ламаркизмом» (стр. 201).

ляциях. Принятие теории естественного отбора логически неизбежно требовало признать элементарной единицей эволюции не отдельный организм, а популяцию как целое. Однако в биологии XIX в. господствовало убеждение, что такой единицей является организм. Казалось, что оно было основано на аргументации от «очевидности», но на самом деле этот тезис вполне соответствовал ламаркистским и мутационистским представлениям о движущих силах эволюции. Таким образом, в основную логику дарвинизма, требовавшую поиска противоречий в системе популяция—геобиоценоз, врывался чужеродный элемент в виде организмоцентрического мышления. Следствием организмоцентризма являлось представление, что основным противоречием эволюционного процесса является противоречие в системе организм—среда. В умах дарвинистов XIX в. мысль о статистических механизмах эволюции, протекающей на основе отбора, уживалась с по существу ламаркистской (и мутационистской) доктриной организмоцентризма.

Формирование биометрии с ее методиками количественного выражения характеристик, присущих целому множеству организмов, создавало предпосылку для изучения сдвигов таких характеристик во времени и пространстве. Использование биометрических методик не только создавало предпосылку для операций с целыми населениями (популяциями) как с некоторыми единицами, но и впервые позволяло исследовать процессы борьбы за существование и естественного отбора с помощью объективных методик, способных учесть не только изменения единичных организмов, но и точно регистрировать сдвиги у целых населений.

Но лишь немногие дарвинисты XIX в. обдумывали пути преодоления противоречий, создавшихся в теории естественного отбора из-за организмоцентрического мышления. Необходимость преодоления этого противоречия лучше других чувствовал Роменс (1889), который писал, что «целью естественного отбора является жизнь вида, а не жизнь индивида. Естественный отбор сохраняет жизнь индивида лишь в той мере, насколько это необходимо для существования вида... Другими словами, целью естественного подбора является постоянно производить видовые типы, в высокой степени приспособленные к из-

вестным условиям, и поддерживать их на этом уровне, нисколько не заботясь о составляющих их индивидах» (стр. 206, 207). Далее с этих позиций он развивал очень интересные идеи о «групповой приспособленности» и особо подчеркивал, что случаи кооперации и взаимопомощи вполне объяснимы с позиций теории отбора.

§ 4. Главные итоги второго этапа развития эволюционной теории

Остановимся на некоторых самых общих итогах развития эволюционной теории в течение 40-летнего периода после выхода «Происхождения видов».

Во-первых, была низвергнута веками существовавшая и господствовавшая в биологии доктрина неизменяемости видов. Этим самым был разрушен миф о сотворении органических форм и идеологии креационизма был нанесен непоправимый удар. Со второй половины 60-х годов эволюционная идея безраздельно господствует в биологии, а рецидивы креационизма становятся редким явлением и уже не рассматриваются в рамках науки.

Во-вторых, эволюционная идея воплощается в форму исторического метода исследования в биологии, проникает в важнейшие ее отрасли и буквально революционирует их. В короткие сроки, примерно в течение 2—3 десятилетий, на основе эволюционной идеи и исторического метода в недрах уже сложившихся наук возникают по существу новые отрасли биологии — филогенетическая систематика, эволюционная морфология и филогенетическая сравнительная анатомия, эволюционная эмбриология, эволюционная биогеография, эволюционная палеонтология, эволюционная физиология и патофизиология (Мечников). Идея развития из общей научной абстракции неожиданно становится отправным пунктом множества конкретных исследований, превратившись в новый могучий руководящий метод научной работы биологов.

В-третьих, учение Дарвина непосредственно стимулировало формирование таких новых отраслей биологии, как экология и биоценология, а также усиленный научный поиск в исследованиях явлений изменчивости и наследственности. В догенетическое время он привел к формированию таких новых методов, как биометрический анализ, к большому оживлению экспериментальных работ по гибридизации, по изучению закономерностей наследова-

ния и изменчивости признаков, а также к формированию множества гипотез, в которых сущность наследственности связывалась с разными материальными образованиями в клетке, в частности уже и с хромосомным аппаратом. В XIX в. эти работы еще рассматривались в качестве раздела эволюционного учения, но уже созрели все предпосылки для выделения генетики в особую науку. Таким образом, в течение рассматриваемой эпохи коренным образом изменилась вся структура биологии, ускорились процессы ее дифференциации и выделения новых отраслей. Сложился новый комплекс биологических наук, порожденный и возглавляемый эволюционной теорией. Именно она становится теперь главной интегрирующей силой в биологии. С одной стороны, глубоко преобразовались старые отрасли биологии, с другой — из недр самой эволюционной теории выросли науки, изучающие отдельные факторы эволюции. В результате коренных преобразований взаимосвязь эволюционной теории с различными отраслями биологии не только усилилась, но и усложнилась, а предмет эволюционной теории постепенно изменялся. Правда, в XIX в. изучение таких факторов эволюции, как изменчивость, наследственность, динамика численности, миграции, изоляция, онтогенетические и функциональные адаптации и т. п., еще находилось по существу в зачаточном состоянии и целиком входило в состав эволюционной теории.

В-четвертых, одним из центральных событий, имевшим значение, далеко выходящее за границы не только эволюционной теории, но и биологии в целом, было формирование нескольких разных концепций эволюции, образование фронта антидарвинизма (основой которого было отрицание ведущей роли естественного отбора), напряженная борьба между дарвинизмом и антидарвинизмом. В процессе этой дискуссии накапливались новые данные, свидетельствовавшие о том, что такие решающие биологические проблемы, как органическая целесообразность, единство прерывистости и непрерывности в структуре живой природы, неполнота геологической летописи, происхождение видов и более крупных таксонов, необратимость эволюции и повышение организации, могут быть научно решены только с позиций дарвинизма.

В-пятых, развитие эволюционной теории на основе дарвинизма позволило создать методы не только для вос-

становления процесса эволюции, как он осуществлялся в прошлом, и обнаружения родственных связей между современными формами животных и растений (изучение филогенеза), но и для генетико-селекционных работ, а также для исследования процессов эволюции, совершающихся каждодневно (то, что в современной биологии получило название процессов микроэволюции).

В-шестых, развитие эволюционной теории на основе дарвинизма сыграло огромную роль в формировании у биологов не только стихийного естественнонаучного материализма, но и материализма воинствующего, имеющего по существу диалектический характер. Только дарвинизм позволял не просто отвергнуть телеологию (как это делали представители механистического материализма), а создать новую, «рациональную» телеологию. Представление об относительности органической целесообразности, основанное на изучении функции естественного отбора, позволило понять не только причины достигнутого уровня совершенства адаптаций, но и причины существования несовершенного (дистелеология, по Геккелю). С другой стороны, только дарвинизм позволял отбросить основанную на идее подвижного равновесия грубо механистическую теорию эволюции путем прямого приспособления и правильно оценить значение функциональных приспособлений, т. е. так называемых ненаследственных изменений.

В-седьмых, нельзя забывать, что дарвинизм XIX в. имел немало уязвимых пунктов, связанных с очень малой изученностью или полной неизученностью природы и особенностей действия всех элементарных факторов эволюции. Наиболее серьезное и наиболее впечатляющее возражение против творческой роли отбора было выдвинуто Дженкином. Вопрос о поглощающем действии скрещиваний и как следствие этого о бессилии отбора распространять наследственные изменения, возникающие у одиночных особей, на все население вида из-за высокой вероятности скрещивания мутантных особей с особями исходного («дикого») типа был камнем преткновения не только для самого Дарвина, но и для его последователей, таких как Роменс. Вот почему Дарвин, М. Вагнер, Роменс и другие старались найти дополнительные принципы, позволяющие тем или иным путем преодолеть или избежать «кошмар Дженкина» (возможность одновременного массового появ-

ления одинаковых изменений в одной местности, больший упор на значение «определенной» изменчивости, гипотезы миграций, физиологической изоляции и т. п.). Идеи наследования приобретаемых признаков, слитной наследственности, «закона регрессии» и другие положения, имевшие, как казалось тогда, весомость фактов, позволяли обойти возражения Дженкина, но сами вступали в противоречие с принципом селекционизма. Данные палеонтологии отчасти подтверждали идею адаптивной радиации групп, но в то время больше свидетельствовали в пользу ортогенетических гипотез эволюции.

Немалому числу трезвых умов казалось, что в этом положении для будущего науки полезнее тщательно и глубоко изучить природу и особенности действия каждого отдельно взятого фактора эволюции, чем упорствовать в догматической защите тех или иных общеэволюционных концепций. Временно отступить, чтобы в будущем перейти в новое наступление лучше вооруженными, т. е. с большим знанием деталей, с применением лучших методик. Эволюционная теория стояла перед необходимостью пересмотра основных способов накопления данных, проверки существующих обобщений и создания новых.

Дальнейшее развитие эволюционной теории было невозможно на основе типологического (организмоцентрического) подхода и требовало перехода к новому — популяционистскому складу мышления биологов. Теория естественного отбора требовала признать элементарной единицей эволюции не отдельный организм, а популяцию в целом. Организмоцентрическая же позиция толкала и дарвинистов к поиску источника развития в традиционной и логически соответствующей только ламаркистской теории эволюции системе «организм—среда». В течение десятилетий существовало эклектическое сочетание теории эволюции на базе отбора с ламаркистской организмоцентрической идеей.

Борьба вокруг проблем эволюционной теории во 2-й половине XIX в. в сущности только начиналась. Дальнейшее развитие эволюционной теории было бы невозможно без фундаментальной разработки закономерностей, присущих тем отдельным факторам эволюции, которые изучались только зарождающимися в те времена экологией и

биоценологией, не говоря уже о генетике и популяционной биологии — детищах XX в.

В конце XIX в. биология обладала еще очень скудными знаниями о структуре вида, его географических, экологических и генетических подразделениях, о внутривидовых отношениях и видообразовании, о закономерностях прогрессивной эволюции. Их существенное пополнение произошло уже в XX в. и притом только после довольно сложных и противоречивых процессов, которыми характеризовалось развитие эволюционной теории в первые его десятилетия.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРЕТЬЕГО ПЕРИОДА РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ (1900 — НАЧАЛО 1920-Х ГОДОВ)

§ 1. Кризис эволюционной теории

На границе XIX и XX вв. некоторые прозорливые биологи уже видели контуры коллизии между исследованиями наследственности и дарвинизмом, ставшей основой наступавшего кризиса эволюционной теории. Им было ясно, что более глубокие «объяснения эволюции видов возможно только путем удовлетворительного решения проблемы наследственности и что окончательный ответ не будет в сторону ни преформистов, ни сторонников внутреннего стремления, ни защитников витализма» (Талиев, 1900, стр. 278). И вместе с тем они видели, что «могучая сила дарвинизма, опрокинувшая традиционное миросозерцание, в конце концов начинает сама разбиваться» (там же).

Начало нового этапа развития эволюционной теории — времени обострения и углубления присущих ей противоречий — было резко обозначено: в 1900 г. были переоткрыты законы Менделя, а в 1901—1903 гг. появились работы де Фриза «Мутационная теория» и В. Иоганнсена «О наследовании в популяциях и чистых линиях».[1] Возникновение экспериментальной генетики носило характер подлинной революции в изучении наследственности и изменчивости и оказало сильное влияние на многие отрасли биологии, в том числе и на теорию эволюции. «В истории науки, — писал Филипченко (1917), — бывают моменты, когда за десять лет делается больше, чем за предшество-

[1] В самом конце 90-х годов Иоганнсен еще признавал наследование приобретенных свойств, а в 1903 г., опираясь на собственные опыты, уже сделал вывод, что «индивидуальные свойства родителей... не имеют никакого влияния на средний признак потомков» (цит. по: Иоганнсен, 1935, стр. 70).

вавшее столетие, и именно такой период пережила за последнее десятилетие генетика» (стр. 280). На смену десяткам гипотез, справедливо названных «спекулятивными теориями наследственности», от изобилия которых так страдали эволюционная теория и биология в целом, пришли фундаментальные открытия. К ним следует отнести доказательства корпускулярной природы наследственности (дискретного характера ее единиц); обоснование понятия о гене, о хромосоме как носителе вещества наследственности и о линейном расположении генов; установление принципа чистоты гамет, законов доминирования, расщепления и сцепления признаков; доказательства существования мутационного процесса, разложение линнеевских видов на массу далее нерасщепляющихся гомозиготных линий и установление чрезвычайной сложности генетической структуры видов, а также разработку методов гибридологического анализа, чистых линий и инцухта, кроссинговера, леталей, сцепленных с полом, и др.

Эти открытия имели силу точно установленных фактов, так как воспроизводились в опытах на многих растительных и животных объектах многими учеными разных лабораторий в разных странах. Естественно, что на сторону менделизма сразу же перешло много выдающихся биологов.

Объективно, как об этом можно судить с позиций современности, данные экспериментальной генетики, накопленные в течение первых двух десятилетий нашего века, наносили непоправимый удар идее наследования приобретенных признаков и разрушали главные устои механоламаркистской доктрины эволюции. Внутренняя логика дарвинизма как теории селектогенеза не только не противоречила менделизму, но и нуждалась в нем в качестве одной из необходимых опор. Менделизм устранил одно из самых основных затруднений, стоявших перед теорией накапливающего действия отбора, которое было связано с гипотезой «заболачивающего» (swamping) эффекта скрещивания, нивелирующего действие отбора. На это обстоятельство уже в то время обратили внимание Тимирязев (1908б), Делаж и Гольдсмит (1916, стр. 129) и др. Корпускулярная теория наследственности доказывала, что наследственное изменение, даже если оно возникает у единичных экземпляров, не сливается с исходной формой и не разбавляется ею, а может полностью

сохраниться среди большого населения, воспроизводясь у потомков без ущерба, необходимость которого вытекала из «закона регрессии» Гальтона.

Таким образом, «дарвинизм, поскольку естественный отбор и борьба за существование являются характернейшими его чертами, получил в лице менделизма совершенно неожиданного и мощного союзника» (Четвериков, 1968, стр. 156).

Однако история взаимоотношений дарвинизма с менделевской генетикой сложилась иначе и началась с острейшего столкновения. Сила и острота этого столкновения была обусловлена, видимо, несколькими причинами.

Во-первых, в начале века генетика утверждалась в качестве самостоятельной науки, и поскольку эта область знаний еще недавно была лишь частью эволюционного учения, постольку стремление генетиков к самостоятельности выливалось в своеобразную форму самоутверждения через отрицание методов породившей ее науки. Экспериментальные методы генетики противопоставлялись «спекуляциям в области эволюционного учения» (Иоганнсен, 1935, стр. 185). Абсолютизируя данные первых экспериментов, самые авторитетные генетики резко противопоставили генетику как науку точную, основанную на экспериментальном методе, эволюционной теории как совокупности якобы спекулятивных идей, опиравшейся на «устаревший» исторический метод. Они требовали, чтобы генетические исследования протекали вне зависимости от эволюционных идей. Эти установки создали своеобразный климат в генетике и в ряде других экспериментальных отраслей биологии, который характеризовался эмпирическим скептицизмом в подходе к эволюционной проблематике. Например, Бэтсон (Bateson, 1914) противопоставлял менделизм как «точное учение о наследственности» — дарвинизму как пережитку «романтической эпохи парусных кораблей и веры в чудесную силу естественного отбора» (стр. 635—642). Воинствующий эмпиризм привел его к выдвижению опрометчивого тезиса о ненужности любых теоретико-эволюционных построений: «мы не нуждаемся более в общих идеях об эволюции» (там же). Р. Пеннет утверждал, что эпоха менделизма противостоит дарвиновской эпохе, обобщения которой он называл поверхностными и фантастичными.

Один из парадоксов развития генетики и эволюционной теории в начале XX в. заключался в том, что пеленки эволюционного учения задерживали рост генетики как самостоятельной науки и она вставала на ноги, стараясь порвать все связи с эволюционизмом, противопоставляя ему собственные методы, факты и обобщения.

Во-вторых, важной причиной, вызвавшей противостояние генетики дарвинизму, было то, что основной экспериментальный материал генетики истолковывался, как замечает Н. П. Дубинин (1966, стр. 199), преимущественно с метафизических позиций. Это время в истории генетики стоило бы именовать метафизическим периодом ее развития. В самом деле, экспериментальное разложение гетерозигот на практически гомозиготные нерасщепляющиеся константные линии, а также отрицательные результаты, полученные в опытах с их изменениями под влиянием разнообразных условий, привели многих ученых к выводу о неизменности таких линий, а отождествление стойких рас, жорданонов и microspecies с видами в общепринятом смысле слова вызвало к жизни рецидив идеи постоянства видов и даже рецидив креационизма (см. подробнее: Завадский, 1961, 1968).

Данные гибридологического анализа о высокой устойчивости гена привели к оформлению концепции неизменности гена и его абсолютной независимости от влияния внешней среды, к грубому представлению о мозаичности генотипа, в котором самостоятельность генов была абсолютизирована. Отношения доминирования—рецессивности рассматривались как неизменные. Способность зародышевой плазмы к изменению если и признавалась, то только в форме редких самопроизвольных, т. е. не связанных со средою, скачков, каждый из которых приравнивался к акту образования нового вида.

Подобные идеи, возникшие в начале века из недр менделевской генетики, составили фундамент новых доктрин эволюции, направленных не только против учения Ламарка, но и против учения Дарвина. Совокупность эволюционных идей, основанных на использовании новейших данных генетики и направленных против теории естественного отбора, правильнее всего определить как *генетический антидарвинизм*. Он включал три направления. Одно из них — *мутационизм* — абсолютизировало

значение крупных мутаций, ошибочно признавало существование «видообразовательной изменчивости» и ее, а не отбор, рассматривало в качестве единственной причины эволюции. Другое направление — *гибридогенез* — абсолютизировало комбинативную изменчивость и сводило эволюцию к перетасовке неизменных генов, а отбору отводило роль браковщика неудачных комбинаций. И, наконец, *преадаптационизм* абсолютизировал случаи возникновения адаптаций в результате однократного мутирования, неправильно отождествлял сложный исторический процесс адаптациогенеза с мутагенезом и отвергал творческую роль естественного отбора в образовании адаптаций.

Существенной причиной столкновения менделевской генетики с дарвинизмом стали данные опытов Иоганнсена с отбором фасоли на вес и размеры семян в течение 6—7 поколений в смешанных популяциях и в чистых линиях. Если отбор проводился в потомстве каждого экземпляра этого самоопыляющегося растения, то ни в одной линии не произошло сдвига показателей в направлении отбора. Выводы, сделанные в 1903 г. Иоганнсеном, оказались очень вескими, так как базировались на данных тщательно проведенного опыта. Они были направлены против основы основ дарвинизма — принципа накапливающей роли отбора. Иоганнсен показал, что в пределах генетически гомогенного материала отбор бессилен создать что-либо новое. Механизм отбора он сводил только к выделению биотипов из популяции, т. е. к выделению из гетерогенной смеси гомогенных линий. Допуская возможность того, что «через очень много поколений... отбор... все же сместит тип линий», Иоганнсен (1935) тем не менее подчеркивал, что «ни один положительный факт не говорит за это» (стр. 70). В итоге он пришел к выводу, что генетика полностью устранила основу дарвиновской теории подбора.

Естественно, что вслед за опытами со столь ответственными выводами последовали десятки проверочных экспериментов на разнообразных объектах. На инфузориях данные Иоганнсена подтвердил Г. Дженнингс (работы 1908, 1910 гг. и др.), многие другие авторы — на бактериях, гидре, тлях, ракообразных, а также на многих растениях (работы К. Фрувирта, Ф. Вильморена и работы Свалёфской станции в Швеции).

В опытах с животными, размножающимися половым путем, и с перекрестноопыляющимися растениями была показана способность отбора к изменению потомства в направлении селекции на увеличение яйценоскости у кур — Перль (1915 г.), на число щетинок у дрозофилы — Мак-Доуэлл (1915 г.), на изменение числа фасеток в глазах у дрозофилы — Зеленый и Маттун (1915 г.), на изменение окраски у капюшоновидных крыс — Кастл и Филлипс (1914—1916 гг.) и т. п. Однако или сами авторы этих опытов истолковывали их результаты в духе выводов Иоганнсена (т. е. как следствие генетической гетерогенности исходного материала), или же сами данные опытов показывали, что изменения наблюдаются только в нескольких первых поколениях, а в последующих поколениях отбор перестает быть эффективным (например, данные Мак-Доуэлла). Перль (Pearl, 1915) пришел к выводу, что отбор оперирует только с соматическими признаками, и поэтому в эволюционном отношении этот механизм совершенно бессилен.

После работ Иоганнсена теория отбора могла развиваться дальше только на основе более глубокого изучения процесса мутагенеза в природных условиях. Эти исследования вскоре начались. Например, Э. Баур (1913) у львиного зева и других растений обнаружил множество «малых мутаций», которые вслед за этим были найдены у других растений и животных, особенно у дрозофилы. Эти мутации затрагивали преимущественно физиологические признаки и обладали слабым фенотипическим проявлением (поэтому их регистрация была более трудной, чем обычных мутаций). Учитывая это, много позднее Иоганнсен уже не писал столь категорично о бессилии отбора, более того, по его мнению «мысль, что с появлением новых биотипов образуется генотипически неоднородный материал, конечно, совершенно правильна», так как исследованиями показано, что мутации «встречаются гораздо чаще, чем это представлялось ранее» (Johannsen, 1926, стр. 275).

Ведущие же генетики начала века, воззрения которых были основаны на выводах Иоганнсена, единодушно отвергали отбор как причину эволюции и отводили ему роль второстепенного фактора, ответственного лишь за элиминацию нежизнеспособных особей.

Воздействие данных Иоганнсена на умы биологов было столь сильным, что и в 20-х годах многие из них продолжали считать селекционный принцип эволюции полностью опровергнутым. Например, в 1926 г. Филипченко (1926) утверждал, что «вопрос о роли подбора был решен окончательно и бесповоротно еще в 1903 г., когда появилось классическое исследование Иоганнсена» (стр. 223).

По силе воздействия на умы современников данные опытов де Фриза с мутациями у ослинника и его эволюционные обобщения не уступали менделизму и экспериментам Иоганнсена. Если опыты других генетиков как будто прямо свидетельствовали против способности естественного и искусственного отбора создавать что-либо новое сверх уже существующего в смесях или в гетерозиготном состоянии, то опыты и выводы де Фриза делали дарвинизм лишней гипотезой, так как казалось, что эволюцию он объяснял действием более простого механизма.

Столкновение ранних генетиков-менделистов с дарвинизмом происходило также на почве непоследовательности дарвинистов (кроме неодарвинистов), связанной с признанием наследования приобретенных признаков. В этом пункте (и только в нем) генетики-антидарвинисты объединялись с неодарвинистами для критики ламаркистских построений. Но генетики доказывали, что без принятия гипотезы наследования рушится все учение о накапливающей деятельности отбора, а неодарвинисты считали, что теория отбора приобретает полную силу только тогда, когда из нее будут удалены логически ей чуждые и фактически ошибочные элементы ламаркизма. Критикуя дарвинизм, генетики были уверены, что ламаркистские включения присущи ему органически.

Итак, кризис эволюционной теории начала XX в. был вызван противоречиями, возникшими между рядом открытий, сделанных в генетике, выводами из них и сложившейся системой понятий в дарвинизме, с его учением о накапливающем действии естественного отбора и в механоламаркизме, с его гипотезой прямого приспособления на основе наследования приобретенных признаков.

Роль генетики в развитии эволюционной теории оказалась, таким образом, двойственной, и современникам было очень трудно правильно понять соотношение прогрессив-

ных и реакционных идей в генетике. Некоторым биологам стало казаться, что новые факты генетики свидетельствуют не только против дарвинизма и ламаркизма, но и против эволюционной теории вообще.

§ 2. Усиление антидарвинизма

Кризис эволюционной теории наиболее отчетливо проявлялся в распространении новых и в росте старых направлений антидарвинизма. Противоречия между генетиками и дарвинистами, а также между дарвинистами и ламаркистами сложно переплетались и усиливались более общими противоречиями; между биологами-экспериментаторами, которые рассматривались как носители новой струи в науке, и биологами «старой школы» — натуралистами, или между биологами — сторонниками материализма и сторонниками витализма и телеологии, между агностиками и сторонниками познаваемости причин и законов эволюции. Важнейший объективный недостаток дарвинизма состоял в отсутствии прямых доказательств существования естественного отбора. А. А. Коршиков (1924) полагал, что одной из важных причин кризиса дарвинизма является «невозможность применить естественный отбор ко всем явлениям живой природы без натяжек и сложных добавочных предположений. Отсюда проистекает почти всеобщая неудовлетворенность в настоящее время теорией Дарвина и множество попыток к созданию новых» (стр. 114). Выражение «всеобщая неудовлетворенность», как будет показано в этой главе, представляет собой преувеличение. Однако целая масса выступлений была направлена против теории естественного отбора и особенно против учения о накапливающей («творческой») роли отбора.

В качестве примера оживления старых откровенно-идеалистических форм антидарвинизма приведем случай с книгой ученика Шопенгауэра философа Э. фон Гартмана «Истина и заблуждение в дарвинизме». Эта книга была опубликована на немецком языке в 1874 г., а через треть века петербургский ботаник А. Г. Генкель перевел ее на русский язык и выдвинул следующие мотивы, побудившие его взяться за эту работу: «Дарвинизм держал в плену ученую мысль очень долго... Сама идея подвергнуть дарвинизм новой критической оценке с точки зрения

метафизики столь интересна, что я охотно взял на себя этот нелегкий труд» (Гартман, 1909, стр. 3).

Особую окраску усилению антидарвинизма в начале XX в. придавало то, что в эти годы не только все проблемы эволюционной теории продолжали по существу оставаться дискуссионными, но степень спорности многих из них во много раз возросла. Вот что об этом писал дарвинист, последователь Геккеля — Бельше (1905): «Спор идет о том, верна ли теория отбора; вернее ли старые ламарковские воззрения, чем новые дарвиновские... Спор идет о том, как возникают те варианты, из которых, по Дарвину, борьба за существование отбирает наиболее приспособленные отклонения. Спор идет о том, возникают ли новые виды накоплением простых вариаций или из внезапных мутаций, как это полагает де Фриз. Спор идет о том, верны или не верны все установленные до настоящего времени законы развития органического мира... Спор идет о том, верны ли те методы, при посредстве которых мы пытались до настоящего времени устанавливать законы развития... Спор идет о том, действуют ли в природе или не действуют тысячи различных законов развития, о которых дарвиновская школа не имела никакого понятия, и т. д. и т. п. Вот те вопросы и сомнения, благодаря которым некоторые более молодые и не особенно вежливые критики называют Дарвина простофилей, а Геккеля и его последователей — тупицами, которых надо вычеркнуть из естествознания» (стр. 6, 7).

Посмотрим, как определяли наиболее авторитетные историки биологии той эпохи состояние дарвинизма.

Во 2-м томе «Истории биологических теорий» Радль (Radl, 1909) утверждал, что, погрузившись в трясину противоречий, в начале XX в. дарвинизм был мертв и его заменили различные новые теории. Считая дарвинизм «безусловно трупом», Радль полагал, что среди новых теорий эволюции предпочтение будет отдано телеологическому автогенезу. Будущее эволюционизма, как считал он, таково, что не содержит и малейшей возможности возрождения дарвинизма. Эти категорические определения и прогнозы Радля покоились не столько на сравнительном анализе достоинств и недостатков основных доктрин эволюции, сколько на философских вкусах самого Радля (он тяготел к идеалистической натурфилософии)

и на воздействии на него общей обстановки, сложившейся в биологии в начале XX в.

Другой авторитетный историк биологии Норденшельд (Nordenskiöld, 1926) подвел следующий неутешительный итог: «Историю биологии можно было бы закончить описанием уничтожения дарвинизма». Оценивая эту ситуацию, Ж. Тейсье (Teissier, 1962) писал, что «поскольку мутационизм завершил разрушение трансформизма, к 1920 году теория эволюции перестала существовать» и что эта «некогда богатая область... стала пустыней» (стр. 362, 363). Далее будет показано, что эти мнения об «уничтожении» и «гибели» дарвинизма содержали полуправду: дарвинизм переживал тяжелый кризис, число его противников сильно возросло, эту доктрину не только продолжали защищать многие выдающиеся ученые, но она сохранила значение плодотворнейшей рабочей гипотезы.

В годы наибольшего разгара кризиса находились биологи, продолжавшие твердо стоять на позициях дарвинизма и даже утверждавшие, что не существует и кризисного состояния этого учения. Например, Мензбир (1920) утверждал, что «каково бы ни было отношение к Дарвинову учению меньшинства, большинство все-таки признает и эволюционное учение, и теорию естественного подбора» (стр. 40).

Среди английских дарвинистов старшего поколения, и в условиях кризиса активно защищавших эту теорию эволюции, следует назвать Рея Ланкастера. Этот выдающийся зоолог, президент Британской ассоциации прогресса науки, в 1906 г. выступил с речью, в которой защищал дарвинизм и утверждал, что «переживание отбираемых рас в борьбе за существование ныне является более твердо установленным, чем когда-либо, и новейшие попытки устранить его не имеют успеха» (цит. по: Kellog. 1907, стр. 389). Келлог писал по этому поводу, что в нынешнюю эпоху кризиса «существуют еще, особенно в Англии, радикальные дарвинисты, которые не видят никакой опасности во всей критике дарвинизма, которая так распространилась среди различных кругов биологов» (там же).

В защиту дарвинизма выступали и биологи нового поколения. Среди них можно назвать, например, палеоботаника Д. Скотта (1914), писавшего, что «естественный

отбор является в настоящее время единственной теорией, о которой можно сказать, что она способна более или менее удовлетворительно объяснить етественными причинами происхождение приспособленности организмов» (стр. 6).

Э. Гудрич (1914) оказался весьма проницательным, написав, что «беспристрастный историк не с особенной гордостью остановится на изложении современной критики учения Дарвина» (стр. 57). Правильно сформулировал он и такую сложную в те времена проблему, как отношение к естественному отбору: «В последнее время часто утверждали, что дарвинизм потерял под собой почву и что естественный отбор не может дольше быть признан удовлетворительным объяснением эволюции или даже важным ее фактором. Без сомнения, есть доля правды в том..., что оно не все объясняет и что много проблем остается нерешенными. Тем не менее теория Дарвина и до сих пор стоит непоколебимо» (там же). Ту же мысль сформулировал несколько раньше Л. Брейтенбах (1905): «Я убежден, что отрицание естественного отбора, проявляемое в настоящий момент известными учеными, не имеет будущего. Биологи будут считать естественный отбор за очень важное и пригодное средство для объяснения эволюции, если снова станут побольше заниматься биологическими исследованиями в природной обстановке» (стр. 24).

Эволюционисты XIX в. испытывали огромные трудности из-за незнания законов наследственности и изменчивости и поневоле заполняли этот вакуум чисто спекулятивным путем. Теперь же, с появлением экспериментальной генетики, теория эволюции впервые получила твердую основу. Отныне все эволюционные концепции должны были учесть систему новых фактов, установленную менделизмом. Настало время, когда, по словам Филипченко (1917), любое «изложение эволюционных учений должно самым внимательным образом считаться с точно установленными данными генетики» (стр. 281). Но процесс этого усвоения новых данных генетики оказался противоречивым и длительным. При этом такие доктрины эволюции, как механоламаркизм, после многолетних экспериментальных попыток защиты их теоретических основ оказались полностью несостоятельными.

В этой сложной обстановке крупнейшие дарвинисты

того времени по-разному отнеслись к менделизму. Если увлечение менделизмом привело многих биолотов к отказу от дарвинизма, к объявлению его устаревшим учением, то дарвинисты старшего поколения поступили иначе. А. А. Парамонов (1940) писал, что «только такие крупные дарвинисты, как Тимирязев и Мензбир, не поддались всеобщему увлечению и не сошли с дарвиновских позиций» (стр. 16). К этому следует прибавить, что, к сожалению, некоторые дарвинисты не сумели понять глубоко прогрессивную роль менделизма для эволюционной теории и что Тимирязев и Мензбир были не единственными учеными, сохранившими свою приверженность дарвинизму.

В 1908 г. в статье «Современное состояние дарвинизма» Уоллес (1911) протестовал против «чудовищных претензий» менделистов и против распространяющегося мнения о том, что менделизм «заменяет собой теорию Дарвина» (стр. 554). По его мнению, «Дарвин дал нам лучшее понятие о действительной природе и сущности наследственности по закону Менделя в ее отношении к вопросу о происхождении видов, нежели мы можем это почерпнуть из изучения сложных диаграмм и таблиц, которые менделианцы развертывают перед нами, трубя в трубы и уверяя в их важном значении» (стр. 560).

В 1912 г. в предисловии к третьему изданию своей книги по эволюционной теории Вейсман (1918) впервые упомянул о «гениальных открытиях Менделя» (стр. XI), совершенно не изменив в соответствии с ними своих старых генетических воззрений.

Отношение Тимирязева к менделизму отличалось противоречивостью и менялось с годами. С одной стороны, он неоднократно подчеркивал, что менделизм служит опорой дарвинизму, устраняя одно из самых важных возражений о нивелирующей роли скрещиваний, когда-либо выдвинутых против него. Он считал, что мендельянцы скомпрометировали себя, но не учение Менделя, которое имеет громадное значение для эволюции. С другой стороны, Тимирязев «все более и более ожесточался, когда ранние приверженцы менделизма противопоставляли его дарвинизму» (Гайсинович, 1967, стр. 134), и писал уже, что «менделизм по своему значению покрывает какую-нибудь тысячную долю того обширного поля фактов, которое охватывает дарвинизм» (Тимирязев, 1913б,

стр. 272). Эта фраза содержала ошибочное противопоставление генетики дарвинизму и неправильное принижение значения менделизма для генетики и эволюционной теории. Хотя Тимирязев и отграничивал «менделизм» как направление в генетике от «мендельянства» как совокупности антидарвиновских взглядов ранних генетиков, тем не менее в ходе многолетней полемики это разграничение в его работах все более и более стиралось. В одной из поздних статей Тимирязев (1915) уже характеризовал менделизм как учение «внезапно и незаслуженно превознесенное чуть ли не в качестве нового эволюционного учения или по меньшей мере в качестве универсального учения о наследственности» (стр. 443). Таким образом, блестяще защищая дарвинизм от нападок на него с различных сторон, Тимирязев, столкнувшись с новейшей генетической формой антидарвинизма, не сумел полностью оценить подлинную роль генетики.

В конце жизни, подготавливая к изданию книгу «Исторический метод в биологии», Тимирязев (1922) сводил сущность законов Менделя к случаю наследования с полным доминированием и утверждал, что «этот-то совершенно исключительный частный случай... фанатические поклонники Менделя желают возвести в основной закон наследственности, вопреки очевидности отрицая явно противоречащие ему случаи» (стр. 131). Имея в виду и Тимирязева, Н. И. Вавилов (1935) писал: «Многие из нас помнят еще, как на лекциях 1909—1911 гг. наши уважаемые учителя, крупные исследователи, излагая основы наследственности, пытались ограничить приложение законов Менделя» (стр. 8).

Наблюдая тенденции «попятного движения, невольно наводящие порою на мысль о временном упадке научного духа под натиском возрождающихся метафизических и мистических веяний» (Тимирязев, т. 9, стр. 99), т. е. наблюдая за развитием негативных сторон кризиса эволюционной теории, Тимирязев не хотел и не мог оставаться равнодушным. Старый борец против антидарвинизма и на этот раз совершенно правильно приходил к заключению, «что все эти в течение последних десятилетий рекламирования мендельянства, учения о мутациях и т. д., предъявляемые в качестве чего-то упраздняющего или заменяющего дарвинизм, совершенно устраняются как таковые» (1922, стр. 135).

Вряд ли было бы справедливо осуждать Тимирязева за некоторые ошибочные, высказанные в полемике, характеристики менделизма. Он видел, что кризис дарвинизма принимал угрожающие размеры, что ведущие генетики заняли место в первой шеренге антидарвинистов. В этих условиях главную задачу защиты дарвинизма Тимирязев видел в критике новейших форм антидарвинизма, выступающих под штандартами генетики.

Мы не будем подробно разбирать отношение к менделизму Мензбира, но продемонстрируем только его противоречивость. С одной стороны, Мензбир (1927) справедливо подчеркивал, что учение менделизма «не могло объяснить эволюцию органического мира и совершенно не претендовало на это» (стр. 91), хотя и «помогло разъяснить большое количество явлений в области гибридизации и объяснить многое в механизме наследственности» (стр. 106).

Далее, он правильно писал о том, что менделизм и мутационизм были противопоставлены дарвинизму и их фактической основой широко воспользовались антидарвинисты (стр. 101).

С другой стороны, Мензбир утверждал, что «антидарвинисты в массе резко отличаются от дарвинистов тем, что ждут от экспериментальной биологии гораздо большего, чем она может дать» (стр. 111), т. е. ошибочно зачислял всех дарвинистов в лагерь ученых-натуралистов старого типа, боязливо относящихся к вторжению в эволюционную теорию точных методов исследования. Мензбир необоснованно утверждал, что как мутационизм, так и менделизм в одинаковой мере «не оправдали возлагавшихся на них надежд» (стр. 434).

В другой работе Мензбир (1926) ошибочно поставил менделизм и вейсманизм в один ряд с антидарвинистскими теориями эволюции: «В начале 20-го века критика дарвинизма разгорелась с новой силой, приняв разнообразные формы неоламаркизма, вейсманизма, мутационизма, ортогенеза, менделизма» (стр. 47).

Более молодое поколение дарвинистов относилось к менделевской генетике уже несколько по-иному. Так, например, в 1925 г. Плате (1928) публикует 4-е издание книги «Селекционизм и проблема видообразования», в которой было сказано, что «менделизм — наука еще очень молодая... Поэтому современная теория наслед-

ственности не должна рассматриваться как единственный или даже более высокий критерий, чем остальные основы эволюционной теории» (стр. 195).

§ 3. Вопрос о причинах кризиса

Выступая в самом начале века в защиту дарвинизма, Мензбир доказывал, что никакого кризиса дарвинизма, «о котором многие пишут» в связи с появлением мутационной теории де Фриза, на самом деле не существует. Свою речь на заседании Московского общества испытателей природы и статью он озаглавил весьма определенно: «Мнимый кризис дарвинизма» (Мензбир, 1902). Отдавая должное заслугам де Фриза в экспериментальных доказательствах мутационной изменчивости и признавая наличие такой изменчивости в природе, Мензбир решительно не соглашался с противопоставлением мутационной теории дарвинизму. Он справедливо обращал внимание на то, что первая рассматривает только один из факторов эволюции и не дает удовлетворительного объяснения самым капитальным проблемам — органической целесообразности и прогресса. Мензбир отметил, что де Фриз ошибочно умаляет роль борьбы за существование и естественного отбора и искаженно характеризует процесс видообразования.

Вполне справедливо он утверждал, что теория де Фриза не способна заменить дарвинизма. Однако в заключение, выдавая желаемое за действительное, Мензбир заявил, что эта теория не может вызвать никакого кризиса в развитии дарвинизма.

Но наука развивается иногда не так, как хотелось бы прогрессивным ее деятелям и оптимистически настроенным историкам, а по своим подчас довольно затейливым путям. И в данном случае кризис эволюционной теории как объективное явление в развитии этой науки все же имел место. Правда, он был вызван не одним мутационизмом, а целым комплексом причин.

Недооценка Мензбиром опасности антидарвинистического заряда, заложенного в теории де Фриза, вполне объяснима тем, что выступил он в самом начале развития кризиса. Сама же критическая оценка мутационной теории, сделанная Мензбиром, была гораздо более точ-

ной, чем многие позднейшие оценки взглядов де Фриза (например, сделанные Тимирязевым).

Существуют ошибочные определения причин и сроков кризиса дарвинизма. Например, недавно С. Сковроп (1965) писал: «Не вызывает сомнения факт, что... теория естественного отбора переживала очень тяжелый кризис, который начался еще при жизни Дарвина и продолжался почти до первой мировой войны» (стр. 93). Этот кризис, как считает автор, был вызван выступлениями Дженкина (1867 г.) о заболачивающем действии скрещивания и В. Кельвина (Томсона) в 1897 г. о том, что возраст Земли ($24 \cdot 10^6$ лет) настолько мал, что исключает возможность эволюции путем постепенного накопления отбором мелких изменений. Возражение Дженкина якобы стимулировало неоламаркизм, а «выступление лорда Кельвина привело к временному триумфу идей де Фриза» (стр. 183). Оба возражения действительно были существенны, но сами по себе они не могли вызвать «очень тяжелого кризиса» дарвинизма. Скорее, наоборот, они могли стимулировать исследования, специально направленные на их проверку, выполненные в рамках дарвинизма. Можно ли употреблять понятие «кризис» в ситуации, когда выдвигаются возражения еще очень молодой научной гипотезе, в пользу которой только еще начали собирать доказательства?

Надо думать, что формулирование различных возражений и их проверка, возникновение новых возражений и проведение новых проверок — это обычный путь познания. Но неправильно в этих обычных противоречиях познания видеть кризисы в развитии целой отрасли науки, т. е. крутые ломки понятий и целых концепций, связанные с новыми крупными открытиями. Можно говорить о молодости дарвинизма, о недостаточной его фактической обоснованности, о гипотетичности его основных устоев в XIX в., но не о «тяжелом кризисе теории», в котором она якобы пребывала с самых пеленок и до более чем 50-летнего возраста.

Еще менее обоснован Сковроном срок окончания этого кризиса. На самом деле на годы перед первой мировой войной падает чуть ли не кульминация кризиса. На развитие кризиса не повлияло (и не могло повлиять) установление по скорости разложения урана нового возраста земной коры, на два порядка величин большего

($1.5 \cdot 10^9$ лет). Сам по себе этот факт не мог ни подорвать теории де Фриза, ни подтвердить теории Дарвина. Для этого требовалась разносторонняя биологическая аргументация. Но, разумеется, косвенно он создавал эволюционной палеонтологии и филогенетике более благоприятные условия для трактовки эволюции в духе постепенного процесса накопления мелких изменений.

Против аргументов Сковрона свидетельствует также и то, что уже после того как возраст земной коры определялся $3—4.5 \cdot 10^9$ лет среди палеонтологов и геологов все же возникали неокатастрофические концепции эволюции (Личков, 1945, 1965; Schindewolf, 1950, 1954). Триумфы или провалы тех или иных концепций эволюции ни в одном случае не были связаны так крепко и прямолинейно с доводами небиологов, как это представляет Сковрон.

Дата, предлагаемая Сковроном для конца кризиса, не подходит также, если принимать во внимание ликвидацию затруднений, связанных с возражением Дженкина. Как отмечали многие авторы, «кризис», о котором пишет Сковрон, должен был бы окончиться сразу после 1900 г. (после переоткрытия закона Менделя), т. е. именно тогда, когда в действительности только начался настоящий кризис эволюционной теории.

Остановимся еще на одной ошибочной трактовке причин и содержания кризиса эволюционной теории. К любому кризису в развитии науки применимо следующее превосходное определение В. И. Ленина: кризис — это «... временный зигзаг, преходящий болезненный период в истории науки, болезнь роста, вызванная больше всего *крутой ломкой* старых установившихся понятий» (Соч., т. 18, стр. 323).

Как показал В. И. Ленин на примере физики, кризис начинается вслед за крупными успехами науки. Главным его содержанием являются не различные негативные проявления (идейный разброд, фабрикация скороспелых ошибочных гипотез, защита устаревших принципов, гносеологический пессимизм и усиление агностицизма), а поиск пути к становлению новой системы понятий, соответствующей новому уровню знаний, новым открытиям, и в итоге — углубление познания, прогресс науки (Завадский и Ермоленко, 1969). Для современников главная созидательная сторона кризиса часто оказывалась

заслоненной совокупностью разрушительных процессов, в общем имеющих второстепенное значение. Но для историков науки недопустимо смешение главной, созидательной роли кризиса в науке с его отрицательными проявлениями. Неправильна и не соответствует ленинскому пониманию этого вопроса трактовка кризисов в естествознании как общего загнивания науки, как торжества реакционных тенденций, выпячивание на передний план всяких отбросов и накипи.

Тем не менее Давиташвили (1959, 1966, 1968) толкует кризис в эволюционной теории именно с этих неприемлемых позиций. Он проводит мысль, что кризис эволюционной теории не был связан с какими-либо открытиями в генетике и других отраслях биологии, приведших к решительному углублению наших знаний, революционизировавших науку. Он не видит огромных успехов в исследовании факторов и причин эволюционного процесса, особенно микроэволюции, сделанных экспериментальным эволюционизмом, генетикой, экологией, биокибернетикой, биологией развития (феногенетикой) и другими экспериментальными отраслями биологии, а также эволюционной морфологией, эволюционной эмбриологией и т. п. По существу получается, по Давиташвили, что за более чем 100-летие после Дарвина в эволюционной теории не сделано ничего принципиально нового.

На самом деле негативные процессы, сопровождающие кризисы развития науки, «порождаются самим прогрессом науки» (Ленин, Соч., т. 18, стр. 326).

Не усматривая такого прогресса в развитии эволюционной теории после Дарвина, Давиташвили (1959) считает негативные процессы главной сущностью кризиса теории эволюции. Правда, одно время в качестве «замечательных достижений» эволюционной теории он указывал на «школу Т. Д. Лысенко» (стр. 174), исследования которой «подорвали веру в незыблемость морганистской генетики» (стр. 166). Однако позднее Давиташвили (1966) писал, что и воззрение, развиваемое Лысенко, «должно быть признано в корне неправильным и несоответствующим материалистическому пониманию эволюции» (стр. 193). Этим самым Давиташвили лишал себя возможности ссылаться хотя бы на одно «замечательное

достижение» последарвиновского эволюционизма. В последние годы Давиташвили (1966) развил странную идею о том, что кризис в эволюционной теории носит перманентный характер «на западе» и «на востоке» (в книге, опубликованной в 1968 г., он пытается приписать «элементы метафизики» и другие методологические пороки многим современным отечественным эволюционистам).

В действительности же, как это показывается в данной книге, кризис эволюционной теории, возникнув в начале века, не носил перманентного характера, а постепенно затухал в течение 20-х годов.

Возникновение время от времени антиэволюционистских или телеологических взглядов также не свидетельствует о кризисе эволюционной теории, как например публикации в пользу гипотезы Птоломея или мифа о сотворении солнечной системы не свидетельствуют о кризисе в астрономии.

Разногласия и попытки создания время от времени ошибочных концепций эволюции не могут рассматриваться сами по себе как показатели кризиса этой науки. Хотя при кризисном состоянии науки и сильно возрастает размах и напряженность разногласий, тем не менее не они являются существенным признаком кризиса. Для его наличия должна возникнуть особая ситуация: столкновение между системой установившихся в науке понятий и объективными требованиями к их ломке и к замене новой системой понятий, возникающими после какого-то крупного открытия или серии открытий. Ведущей стороной кризисов в развитии науки выступают крупные открытия.

Именно такая ситуация и сложилась в биологии в начале XX века.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНТИДАРВИНИЗМ

Общей основой всех форм антидарвинизма, возникших на базе менделевской генетики, был *генетический автогенез.* Питающими его корнями были данные, говорящие в пользу большой устойчивости генов, которую трактовали как постоянство (неизменность) генов, а также данные, свидетельствующие о «самопроизвольности» мутационных изменений (или, правильнее сказать, отсутствие данных о способах воздействия на мутагенез). Дискуссия с механоламаркистами, которая проводилась методами встречного экспериментирования, заставляла многих ученых склоняться к мысли, что «данные современной генетики говорят безусловно против того, что влияние внешних условий могло играть в процессе эволюции первенствующую роль, и самое большее мы можем принять его в качестве фактора второстепенного значения» (Филипченко, 1926, стр. 200). Как и многие генетики того времени, Филипченко склонялся не только к генетическому автогенезу, но и к позиции *филогенетического автогенеза,* сочетавшегося со скептицизмом. Ему казалось, что теперь выход заключается в том, чтобы «держаться того мнения, что при эволюции играли главную роль какие-то внутренние силы, заложенные в самих организмах, не определяя точнее, в чем именно состояли эти силы, каково их происхождение и т. п., так как на этот счет нам ровно ничего неизвестно» (стр. 202). Такая позиция, как полагали генетики того времени, соответствовала состоянию фактических знаний, так как вопрос о роли отбора в эволюции был отрицательно «решен окончательно и бесповоротно еще в 1903 г., когда появилось классическое исследование Иоганнсена, данные которого были подтверждены затем десятками других работ» (стр. 223).

§ 1. Мутационная теория эволюции Г. де Фриза

Как уже отмечалось, общей чертой мутационистских теорий эволюции (помимо преувеличения роли скачкообразных изменений) было сведение эволюционного процесса к видообразовательной изменчивости.

Мутационизм как одно из течений генетического антидарвинизма отличался от старого мутационизма-неокатастрофизма экспериментальным подходом к аргументации. По своим же главным теоретическим установкам и выводам мутационизм на генетической основе ничем не отличался от своего прототипа. Тем не менее генетический мутационизм в форме теории эволюции, предложенный в 1901—1903 гг. де Фризом, имел громадный успех. Он может быть объяснен, видимо, разными причинами.

В 1900 г. де Фриз (независимо от Корренса и Чермака) переоткрывает законы Менделя и доказывает в специально проведенных опытах по расщеплению гибридов кукурузы, мака, дурмана, кларкий, астры и некоторых других растений, что эти законы действуют не только в одном случае у горохов, но «имеют всеобщее значение». С мутационной теорией он выступал не как тщательный экспериментатор, но от имени генетики как носитель новой отрасли знания.

Эволюционные взгляды де Фриза — авторитетного генетика — были привлекательны для многих биологов тем, что в отличие от других классиков менделизма он не настаивал на полной неизменности генов, не сводил эволюцию к простой их перетасовке, наконец, не считал законы эволюции непознаваемыми сущностями.

Н. И. Вавилов (1936), Т. Морган (1936), И. И. Шмальгаузен (1969) и многие другие авторы отмечали широкое распространение взглядов де Фриза среди биологов первой трети XX в. Знакомство с литературой той эпохи позволяет утверждать, что вполне правильна именно эта точка зрения, а не мнение А. Е. Гайсиновича (1967), считавшего, что теория де Фриза «не пользовалась признанием и вскоре была забыта» (стр. 137).

В первом томе «Мутационной теории» (de Vries, 1901) содержатся мысли, ставшие методологическим фундаментом всех построений де Фриза. Вот их краткое изложение. Изучение родства между таксонами начиная со

сборных линнеевских видов проводится до сих пор столь несовершенными методами, что создает для эволюционной теории только балласт. Общие рассуждения об эволюции не только недостаточны, но и вредны. Эволюционное учение не только безусловно нуждается, но и не может существовать без точного знания того, как именно один конкретный вид происходит от другого. Нет оснований предполагать, что виды возникали только в далеком геологическом прошлом. Процесс видообразования должен совершаться и ныне. И если большинство видов сейчас неизменно, то надо надеяться, что хотя бы редко, но существуют виды, которые как раз находятся в периоде превращения. В механику видообразования можно будет вмешаться только после того, как сама основа этого процесса — мутирование станет объектом систематических исследований и будут выяснены ее законы.

Руководствуясь этими соображениями, де Фриз и приступил в 1886 г. к наблюдениям за изменчивостью у энотеры (Oenothera lamarkiana) и проводил их в питомнике в течение 15 лет. До 1900 г. он вырастил более 50 000 особей, ежегодно выделяя атипичные формы, а затем проверял их потомство на константность выращиванием в нескольких поколениях и гибридизацией. От 0.07 до 0.5% растений оказались атипичными и стойко передающими потомству свои особенности. Он обнаружил семь таких мутантных форм, наследственно различающихся высотой куста, формой и окраской листьев и жилок. Каждую из них он назвал латинским бинарным названием, как обычно называют виды: Oe. gigas, Oe. nanella, Oe. lata, и т. д. Исследовав поведение каждого признака, отличающего мутанта при воспроизведении в условиях гибридизации и при чистосортном разведении, де Фриз впервые дал определение понятия «мутация». Он подчеркнул, что это элементарное, внезапное, качественное, устойчивое изменение единицы наследственности. Мутации не образуют непрерывных рядов (в отличие от флюктуаций), разнонаправленны и могут возникать повторно.

После публикации основного труда в течение целой трети века де Фриз работал со своим излюбленным объектом. В исследования по генетике и цитогенетике энотер было вовлечено много первоклассных ученых (О. Реннер, Р. Клеланд, Дж. Беллинг, К. Дарлингтон, А. Стертевант

и др.). Они составили целую новую главу науки — «генетику энотеры». Было доказано, что значительная часть пыльцы энотер бесплодна и что все ее формы имеют сложную гибридогенную природу, являясь комплексными гетерозиготами. Энотера Ламарка, как оказалось, включает два генома — velutina и candens, их хромосомы образуют кольца, благодаря которым при скрещиваниях расщепление идет с отклонениями от менделевских схем. Мутант Oe. gigas оказался тетраплоидом гибридогенной природы и т. п.

Работал де Фриз не только с энотерами, но и с многими другими видами растений. На Linaria vulgaris он исследовал мутантов с пелорическими цветками, установил частоту их появления, во многих поколениях наблюдал за воспроизведением пелорических форм, доказывал, что такие мутанты появляются внезапно, «без всяких заметных подготовлений и без промежуточных ступеней или переходов» (de Vries, 1918, стр. 210). У многих растений он изучал мутацию белоцветковости, выделял и исследовал во многих поколениях белоцветущие наследственные расы у Erodium cicutarium, Antirrhinum orantium, Succisa pratensis и др. Де Фриз собрал также и литературные данные о случаях внезапных возникновений элементарных видов. Он рассматривает как общеизвестные, так и новые примеры внезапного возникновения новых константных форм (у Cyclamen latifolium — с поперечно отстоящими лепестками, с разрезными лепестками и с волосистыми образованиями на цветках, напоминающими гребешки у ирисов, у обычной Fragaria alpina — земляники без плетей и т. п.). Он приводит примеры внезапных образований константных форм красного бука и бука с аспленневидными листьями, однолистной земляники, березы и ольхи с бахромчатыми листьями, махровой сирени, плакучих форм дубов, берез, ив и т. п., безыглые, карликовые, распростертые, краснолистные, белоцветковые формы у разных видов и т. д. Резюмируя, де Фриз (de Vries, 1901) писал, что «или прямо доказано, что все эти формы произошли внезапно, или такое происхождение их очень вероятно, но неизвестно ни одного случая постепенного возникновения таких форм, т. е. элементарных видов» (т. 1, стр. 139).

Обобщая результаты своих наблюдений над энотерами и литературные данные, де Фриз сформулировал общее

учение об эволюции путем мутаций. Рассмотрим это учение сжато, не отходя от формулировок, применяемых самим автором.

Линнеевские виды, или виды систематиков, так же как и культурные растения, представляют собою смеси константных форм, так что правильно говорят селекционеры, «что первое условие для создания новинки — это обладание ею». Как показали работы Жордана над крупкой, вид — это не смесь разновидностей в понимании Дарвина, так как они являются ненаследственными вариациями, а смесь константных форм, которые, если угодно, можно именовать подвидами, но лучше их называть «элементарными видами». Жордановские виды просты (монотипны), реальны и элементарны в генетическом смысле, т. е. дальше неразложимы методами гибридологического анализа, и дают только однотипное (нерасщепляющееся) потомство. Такие виды (жорданоны) — высокопостоянные формы.

Изменчивость подразделяется на флюктуационную (ненаследственную) и мутационную (наследственную). Только последняя составляет основу эволюционного процесса. Виды в природе появляются не постепенно многими шагами под влиянием среды и отбора, медленно к ней приспосабливаясь, т. е. не так, как полагал Дарвин, а всегда одним прыжком, «взрывообразно» и независимо от окружающей среды под влиянием внезапного пробуждения некой «созидательной силы» (де Фриз, 1904, стр. 201). Возникнув, каждый вид становится постоянным и может долгое время оставаться в покое, пока не наступит время нового мутационного периода. С геологической точки зрения, периоды покоя вида — длительны, а мутационные периоды — только краткие мгновенья.

Таким образом, для видообразования необходимо наличие только «видообразовательной изменчивости». Ни борьба за существование, ни естественный отбор к видообразованию не имеют отношения. Они действуют не среди индивидов, а среди уже готовых новых видов. Они не увеличивают многообразие форм, как это думал Дарвин, а напротив, лишь сокращают его, отбрасывая непригодные среди уже существующих видов.

Видообразование может быть обусловлено как прогрессивными, так и ретрогрессивными мутациями, т. е.

приобретением новых, утратой уже существующих зачатков (или переходом их в латентное состояние). Прогрессивная эволюция — это цепь видообразований, основанных на «увеличении числа новых свойств» (стр. 200). В статье «Происхождение мутационной теории» де Фриз (1917) определял прогрессивную эволюцию как «серию дифференциаций и специализаций» (стр. 1097). Прогресс жизни осуществляется толчкообразно. В течение тысячелетий все остается в покое. Но время от времени природа пробует создать нечто новое. Создание нового не сопровождается созданием лучше приспособленного. Последнее не возникает, а предсуществует среди уже созданных мутантных форм и лишь выявляется их сортировкой условиями среды. Прогрессивное видообразование встречается редко, а видообразование большей частью носит ретрогрессивный характер (де Фриз, 1932, стр. 124).

Путь прогрессивной эволюции от начала жизни на Земле до современных форм можно измерить числом мутационных периодов. Родословное дерево может быть представлено прямой линией, на которой через некоторые промежутки образуются мутовки боковых ветвей — следствие мутационных взрывов видообразования. Современные низшие растения и животные сохранились такими, очевидно, потому, что число мутационных периодов у них было мало, премутационные периоды — очень продолжительны. Для прогресса от простейших до высших форм жизни требуется новообразование всего нескольких тысяч наследственных единиц. Если объяснять прогрессивную эволюцию, как это делал Дарвин, отбором и накоплением мелких изменений, «то не хватит... и миллиардов веков» (стр. 70).

Эволюционная теория не может не считаться с данными о возрасте Земли и древности жизни. Если исходить из продолжительности жизни на Земле в $24 \cdot 10^6$ лет и из числа периодов мутации — в 6000, то продолжительность одного премутационного периода — 4000 лет. Этот расчет де Фриз делал, основываясь на «биохроническом уравнении»: $ML = BZ$, где M — число мутационных периодов за всю историю жизни на Земле, L — продолжительность премутационных периодов, а BZ — время существования жизни на Земле. Поскольку величина L произвольна, это уравнение может служить примером псевдоматематической, чисто спекулятивной операции.

Вокруг оценки учения де Фриза сразу же возникло много споров. Мутационная теория впервые была серьезно критически оценена Мензбиром (1902). Идея о существовании премутационных периодов, игнорирование проблемы целесообразности, поиск принципиальных различий между видом и разновидностью, декларация о том, что естественный отбор не увеличивает разнообразие форм, а сокращает его, наконец, мысль, что каждая мутация ведет к возникновению нового «элементарного вида» — все эти утверждения, как считал Мензбир, являются голословными или же слабо подкреплены лишь данными по изменчивости одного еще плохо изученного вида растений. Мензбир утверждал, что одностороннее и слабо обоснованное учение де Фриза не идет ни в какое сравнение с теорией Дарвина. Против мутационной теории эволюции выступил ботаник Н. И. Кузнецов (1906). Он доказывал, что практика работы систематиков, часто наблюдающих расплывчатость границ между близкими видами, свидетельствует в пользу эволюции путем мелких вариаций, как это представлял Дарвин, и не согласуется с новейшими выводами генетиков. Хотя в природе и наблюдается много резко мутантных форм, они не могут, как правило, стать родоначальниками новых видов, так как отметаются отбором. Вне действия естественного отбора процесс видообразования невозможен, а материалом для него служат именно мелкие вариации.

По мнению Филипченко (1915), мутации могут объяснить только регрессивную изменчивость в смысле Бэтсона, а причины прогресса — совершенно открытый вопрос.

Однако не все отзывы о мутационной теории де Фриза были отрицательными. Например, Комаров (1901а) и Шимкевич (1906) выступили с положительной его оценкой. Появились утверждения, что «де Фриз в существенных чертах является дарвинистом» (Бельше, 1905, стр. 26). Вскоре такую же позицию занял и Тимирязев, утверждавший, что учение де Фриза в основном дарвинистское, что «существенная часть теории — естественный отбор — вполне сохраняется и у де Фриза» (в кн.: «Памяти Дарвина», 1910, стр. 28). В таком же духе высказывались и некоторые другие отечественные дарвинисты (например: Козо-Полянский, 1925). Вавилов высоко ценил де Фриза как исследователя мутационного процесса, считал, что

его труды по мутагенезу и гибридизации составили эпоху в развитии генетики, полагал даже, что с его работ «впервые в экспериментальной обстановке начинается изучение эволюционного процесса» (Вавилов, 1936, стр. 9). В то же время он считал «совершенно правильной суровую критику» мутационной теории видообразования. «Его труды, — писал Вавилов, — поучительны своими великими достижениями и в то же время крупными ошибками» (стр. 14). Можно только присоединиться к следующему мнению Вавилова: «антидарвинистические тенденции использовать мутационную теорию для дискредитирования положения Дарвина о роли мелких изменений в эволюции и о роли естественного отбора опровергаются огромным количеством экспериментальных данных на дрозофиле и львином зеве, показывающих, что мутации, как правило, являются в подавляющем большинстве мелкими, охватывающими не только морфологические, но чаще также физиологические отличия, выявляющиеся в большей или меньшей жизненности форм» (стр. 13).

Позднее теория де Фриза квалифицировалась как разновидность неодарвинизма (Шмальгаузен, 1946; Берман, Зеликман и др., 1966). Нам представляется, что теория де Фриза должна рассматриваться как одна из основных разновидностей генетического антидарвинизма.

Уже из приведенного нами материала видна антидарвинистическая ее направленность. Главным вопросом всякой теории эволюции, как справедливо считал де Фриз, является проблема появления нового. Новое в живой природе создается только мутациями, а причины, названные Дарвином, не имеют отношения к этому процессу творчества: «Естественный отбор не создает, как это часто ошибочно считают, а только уничтожает, являясь ситом. Он только сохраняет то, что создается и доставляется наследственной, т. е. мутационной изменчивостью» (de Vries, 1903, т. 2, стр. 667). Эту же мысль де Фриз проводит и в более поздних работах (de Vries, 1918). В противовес Дарвину он утверждал, что для видообразования «не нужно ни ряда поколений, ни борьбы за существование, ни удаления негодных особей, ни подбора» (де Фриз, 1904, стр. 196). В другой работе он высказал убеждение, что «ни гибридизация, ни действие факторов

среды, ни функциональные изменения не могут привести к выходу за пределы вида даже при самом интенсивном и постоянном отборе» (de Vries, 1906, стр. 12), а единичная мутация достигает этого эффекта без всякого отбора.

Спустя много лет после выхода «Мутационной теории» де Фриз продолжал считать дарвинизм непригодным для анализа причин видообразования: «Теория полезности ставит вперед поэтические соображения о преимуществах существующих видов вместо экспериментального исследования, но этот метод не ведет нас далеко и не дает знаний тех условий, среди которых эти виды фактически возникли» (de Vries, 1918, стр. 209).

В то же время нельзя обойти молчанием и то, что в некоторых работах и особенно в статье «Изменчивость» (de Vries, 1910) значение естественного отбора трактовалось де Фризом в основном продарвиновски. Вступая в противоречие со своим же мнением, высказанным в основных трудах, он утверждал, что «происхождение нового вида частично зависит от мутабильности, но главным образом оно обязано естественному отбору... Действуя в течение длительного геологического времени, отбор... определяет развитие органического мира» (1910, стр. 77). В этой статье де Фриз критиковал не теорию Дарвина, а мнения ламарко-дарвинистов, утверждавших, что отбор вызывает изменения в направлении полезности, и справедливо настаивал на том, что механизм действия естественного отбора заключается только в элиминации недостаточно приспособленного.

Подводя итог, можно сказать, что, хотя эволюционные воззрения де Фриза и были противоречивы, в основных его трудах все же преобладали мотивы мутационизма, т. е. учения, противостоящего дарвинизму.

§ 2. Гибридогенез

Успехи менделизма, основанные на гибридологическом анализе, привели к открытию очень сложного в генетическом отношении состава природных рас. Было показано, что формы растений и животных природных видов являются, как правило, высокогетерозиготными и включают массу рецессивных генов. Осуществление планомерных скрещиваний между различными расами в пре-

делах вида выявило огромные возможности создания многообразия форм путем рекомбинаций, в том числе и «новообразований при скрещивании». Все эти факты, свидетельствовавшие о большом значении гибридизационных процессов, так же как и данные о большой устойчивости генов, некоторыми генетиками были абсолютизированы и послужили основой для построения гибридогенетических гипотез эволюции.

«Открытие дискретности в наследственности, — пишет Дубинин (1966), — имело коренное значение для дальнейшего развития эволюционного учения. Однако в руках Бэтсона, Иоганнсена, Лотси и других менделизм был направлен против дарвинизма» (стр. 194). По удачной формулировке того же автора главное противоречие, существовавшеее между генетикой и дарвинизмом, состояло в том, что «теория постоянно промежуточной наследственности, ошибочная по существу и уничтожающая основу дарвиновского учения, объявляется Пирсоном базой для дарвиновской теории отбора, а корпускулярная теория, правильная по существу и составляющая основу дарвинизма, после работ Иоганнсена была объявлена не только противоречащей, но и «уничтожающей дарвинизм» (стр. 222).

Критика дарвинизма Бэтсоном продолжалась более 20 лет (начиная с 1902 г.) и была очень резкой по форме. Она привела к поражению английской школы биометриков (Гальтон, Пирсон, Уэлдон). Будучи дарвинистами, эти ученые основывались в то же время на признании слитной наследственности, наследовании приобретенных признаков, «законе регрессии». Однако, пытаясь построить свою концепцию эволюции, Бэтсон выдвинул ошибочную автогенетическую гипотезу «присутствия — отсутствия», согласно которой процесс прогрессивной эволюции представляет собой обеднение первичной наследственной основы. Существование мутаций как новообразований Бэтсон отрицал. Он предполагал, что мутации — это менделевские рецессивные факторы. Усложнение организмов основано на утрате доминантных генов. Эволюция в целом есть «распаковывание» изначального генокомплекса и его последовательное упрощение на основе элиминации доминантных аллелей и гомозиготизации рецессивов. Так, Бэтсоном, выступавшим за «точную науку», на основе менделизма была создана чисто спекулятивная и

ошибочная концепция эволюции. Однако, как и концепция Лотси, она не была просто вздорной, так как опиралась на бесспорные факты упрощения генетических систем видов на краях их географических (или экологических) ареалов и т. п. Бэтсон игнорировал возможность существования не только процессов гомозиготизации, но и обратных процессов. Он свел всю эволюцию к накоплению генетических утрат.

Чтобы выяснить подлинное отношение Бэтсона к дарвинизму, полезно подробнее ознакомиться с его статьей «Наследственность и изменчивость в современном освещении» (Bateson, 1910). Он писал, что до сих пор есть немало фактов адаптаций, которые «трудны для объяснения с точки зрения естественного отбора. Принцип же „употребления и неупотребления" призван помочь не устранить, а перескочить эти трудности. Нельзя отрицать того, что, отвергая гипотезу прямого приспособления, гипотеза отбора сталкивается с большими трудностями» (стр. 90). Несомненно, что эти мысли Бэтсона правильно отражали суть противоречий, возникших в теории отбора после краха ламарко-дарвинизма и открытий менделизма. Бэтсон высказывает общую для всех генетиков «послеиоганнсеновского периода» формулировку, что «отбор не определяет тех новшеств, которые составляют сущность эволюции» (стр. 98). И далее сразу следуют слова, полные скепсиса: «еще не наступило время для обсуждения происхождения видов... Характер и причину адаптивной дифференциации мы рассматриваем как что-то таинственное» (стр. 99). Однако вслед за этим Бэтсон продолжает возражать дарвинизму. Он считает, что неопределенная и идущая веером изменчивость не подкрепляет дарвинизма, так как «чем меньше ступени, тем меньше возможность для действия естественного отбора» (стр. 100). В заключение Бэтсон склоняется к мысли, что, возможно, наиболее правильно считать, что «в основе эволюции лежит определенная изменчивость в духе „ортогенеза", предложенного Эймером» (стр. 101), и что каждое такое изменение должно быть достаточно крупным.

Эта статья показывает, что хотя Бэтсон и занимал антидарвинистские позиции, и скептически относился к уровню знаний причин эволюции, достигнутому в его время, его неправильно считать врагом всякого эволю-

ционизма и лидером реакционного английского менделянства, объединившегося с клерикалами, как об этом писал Тимирязев (1937—1940, т. 7, стр. 494). Вавилов (1935), учившийся у Бэтсона генетике, высоко ценил его качества экспериментатора, а Дж. Холден писал, что в развитии современной генетики «большая заслуга принадлежит Бэтсону, который подчеркнул значение расщепления как биологического факта, настолько же важного, как и самая наследственность» (Холден, 1935, стр. 9).

Лотси (Lotsy, 1917) считал, что менделевская генетика, как и его собственные обширные опыты по скрещиваниям львиного зева, доказывают постоянство генов, а значит, и полную неизменность гомозиготных форм. Такие формы, появляющиеся в результате длительного инцухта, далее не расщепляются и при размножении внутри себя подвержены, как полагал Лотси, только модификационной изменчивости. Их-то Лотси и назвал «истинными видами» (euspecies). Раз истинные виды постоянны, рассуждал Лотси, очевидно, что эволюция в дарвиновском смысле немыслима. В природе не существует предполагаемой Дарвином наследственной изменчивости. То, что де Фриз называет мутациями, на самом деле является просто продуктами расщепления гибридных форм. Кроме расщепления гибридных форм никаких иных типов наследственной изменчивости не существует, и если мы получили не гибридные формы, а истинные виды, то они абсолютно постоянны. То, что со времен Линнея принято называть видами, Лотси предложил именовать сингамеонами. Сингамеоны являются продуктами скрещивания многих истинных видов и выступают полем деятельности законов менделевской изменчивости (доминирования и расщепления).

Хотя новые истинные виды и не могут изменяться и возникать вновь, сингамеоны способны изменяться, и эволюция может происходить путем гибридизации и расщеплений первичного клубка форм. Поэтому Лотси считал, что эволюция возможна при постоянстве видов.

Лотси подчеркивал, что его гипотеза «эволюции при постоянстве видов» вполне соответствует тому, что нам известно о законах неорганического мира: гены аналогичны химическим элементам, виды — постоянным химическим соединениям, а теория комбинирования генов, ос-

нованная на менделизме, — учению о комбинировании химических элементов.

Вместе с этим следует учесть, что в учении об «эволюции при постоянстве видов» правильно подчеркивалось значение полового размножения и рекомбинационной изменчивости для прогрессивной эволюции. Но вместо того чтобы рассматривать эти процессы как важнейшие, но не единственные факторы эволюции, Лотси считал, что только они одни ответственны за процесс эволюции. Единственной причиной появления нового Лотси считал скрещивание, а причиной исчезновения вновь полученных комбинаций — отбор.

§ 3. Преадаптационизм

Гипотеза эволюции путем преадаптаций была предложена в 1901 г. Л. Кено и в 1903 г. Ч. Девенпортом. Далее на протяжении четверти века она разрабатывалась ими же, а также А. Парром и некоторыми другими биологами. Само понятие о «преадаптации» как мутационно возникшем признаке, бесполезном в данных условиях существования, но обладающим полной готовностью стать приспособлением в будущем к иным условиям, было сформулировано Кено в 1911 г. Вскоре он назвал свою новую гипотезу эволюции «теорией предварительной приспособленности» (Cuénot, 1914). Формулируя концепцию преадаптационизма, Кено руководствовался тем, что в объяснении причин возникновения приспособлений в биологии существует вакуум. Он доказывал несостоятельность ламаркизма: функциональные приспособления не наследуются, а среда не обладает чудодейственной способностью изменять организмы в том направлении, чтобы они оказывались лучше к ней приспособленными. Однако основные усилия Кено сосредоточил на опровержении дарвинизма. Его аргументация против учения Дарвина не была оригинальной. Опираясь на мнение Бэтсона, Иоганнсена и де Фриза, Кено утверждал, что в учении Дарвина отбор имеет дело с ненаследственной изменчивостью, которая в эволюции не играет никакой роли. Он присоединился к тем критикам дарвинизма, которые считали, что мелкие индивидуальные вариации не могут иметь селективного значения. Против дарвинизма, по мнению Кено, свидетельствует существование бесполезных признаков. Естест-

венный отбор — негативный и консервативный, но не творческий фактор эволюции. Теория преадаптации в редакции Кено — это гипотеза о сальтационном происхождении новых форм, обладающих «бесполезными или полуполезными особенностями, способными превращаться в явные приспособления при изменении образа жизни» (Кено. 1914, стр. 1299). Заселение пещер представителями наземной фауны, проникновение пресноводных видов в солоноводные бассейны и морских — в реки, смена объектов питания или внезапное их расширение, захват новой среды, резко отличной от ранее освоенной (выход водных форм на сушу и т. п.), — вот примеры эволюции, объяснимой только с позиции преадаптационизма. Преадаптацией Кено объяснял возникновение принципиально новых приспособлений, а дальнейшее их усовершенствование, как он полагал, может совершаться и на основе иных механизмов.

В 1903 г. независимо от Кено Девенпорт (Davenport, 1903) также пришел к преадаптационистским выводам, согласно которым структура существует ранее функции, а пригодные для ее действия условия обнаруживаются видами позднее. Среди приводимых им примеров преадаптаций фигурируют и сложные органы, вроде биссуса у мидий. Как полагал Девенпорт, полная адаптация возникает в два приема: сначала преадаптивно возникает основа системы, а затем уже происходит ее совершенствование, осуществляющееся в процессе дарвиновского отбора. Полная адаптация «осуществляется двойственным процессом, т. е. отбором средой наиболее подходящей организации и отбором организмом наиболее подходящей среды» (стр. 175).

Как и Кено, Девенпорт рассматривал свою гипотезу дополнением к мутационной теории де Фриза: мутационно возникают не только новые элементарные виды, но и новые структуры, являющиеся потенциальными адаптациями. Хотя Девенпорт и пытался сочетать свою гипотезу с дарвинизмом, по существу основные идеи дарвинизма изгонялись не только из теории видообразования, но и из теории образования приспособлений. Отбор же рассматривался механизмом, сортирующим не только сформированные виды, но и уже сформированные адаптации. Чтобы адаптация, возникшая путем отыскания среды, подходящей для уже существующих структур,

могла закрепиться, по мнению Девенпорта, необходимо еще обособление (segregation) таких форм от массы организмов исходного вида.

Парр (Parr, 1926) обсуждал вопрос о происхождении адаптаций. Дарвинизм и ламаркизм он отвергал. Адаптации предшествуют в виде «проспективных функций организма», т. е. совокупности всех реально существующих, но еще нереализованных возможностей, присущих каждому органу. С другой стороны, среда также включает множество потенциальных экологических ниш («проспективных функций среды»).

Адаптациогенез — понятие, введенное Парром. Это результат многократного совмещения проспективных функций организмов и среды. В итоге возникает отношение приспособления между организмом и средой. Так как организмы заранее приспособлены — они способны выбрать подходящую среду, т. е. являются активным началом адаптациогенеза. Однако среда также играет важную роль в адаптациогенезе, так как преадаптация может стать адаптацией только при благоприятном изменении среды. Мутационная преадаптация, по Парру, состоит в отыскании мутантными организмами новых, еще неосвоенных экологических ниш. Она возникает или сразу, одним скачком, или же путем накопления мелких мутаций, имеющих преадаптированный характер.

Какие же выводы можно сделать из рассмотрения взглядов Кено, Девенпорта и Парра? Преадаптационизм был направлен на замену дарвинизма. Эта гипотеза эволюции опиралась на данные о том, что некоторые первоначально нейтральные (а также слабо вредные или слабо полезные) признаки при смене условий жизни оказываются сразу же использованными в качестве уже готовых приспособлений. Эти данные о существовании явления преадаптации были истолкованы превратно. Согласно преадаптационизму, все приспособления к новой среде обитания возникают не в результате взаимодействия популяции именно с этой средой, а предсуществуют в старой среде в качестве нейтральных признаков и используются уже готовыми в новой среде. Умеренные представители этого течения считали, что преадаптивно возникают только отдельные признаки. При этом обращалось внимание на то, что в сущности

каждый мутант, если его жизнеспособность не нарушена, и является такой преадаптированной формой. Крайние же преадаптационисты считали, что к будущей среде могут быть заранее приспособлены организмы в целом и что эволюция состоит из двух фаз: в появлении таких форм, как крот, хамелеон или дятел, вне той среды, к которой они так тонко и многосторонне приспособлены, а затем в поисках среды, соответствующей их уже готовой организации. Появление столь большого комплекса коадаптированных признаков, направленных на приспособление к строго определенному образу жизни в сложных условиях существования, не может быть объяснено одной мутацией с широким плейотропным эффектом или же суммацией многих мутаций, если не допустить действия «организующих принципов» и «целеполагающих начал». В любой редакции гипотеза эволюции путем преадаптации была направлена против основ дарвинизма, так как отвергла накапливающую и интегрирующую функции естественного отбора, отводя ему только негативную и сортирующую роль.

Недавно А. Б. Георгиевский (1971а, 1971б) показал, что помимо преадаптационизма, основанного на мутационистском представлении об эволюции, существовала и другая его ветвь, названная им «номогенетическим преадаптационизмом». Если «мутационный преадаптационизм» исходил из случайного характера возникновения преадаптивных признаков, то номогенетический преадаптационизм развивал мысль о появлении их в строго закономерном, т. е. заранее предопределенном порядке. В работах Георгиевского убедительно показано, что факты, доказывающие реальность явления преадаптации, были известны еще Дарвину. Однако увлечение идеей о работе отбора только на «нужды сегодняшнего дня» привело к тому, что существование феномена преадаптации игнорировалось, а потом было использовано в антидарвинистской доктрине преадаптационизма, которая порой принимала телеологический и даже мистический оттенок (целые системы адаптаций возникают для использования в далеком будущем).

Реакция на преадаптационизм среди дарвинистов в первые два-три десятилетия была преимущественно чисто негативной: вместе со справедливой критикой преадаптационизма полностью от-

рицалась и реальность существования самого явления преадаптации.

Только современной синтетической теории эволюции удалось правильно понять значение явления преадаптации для эволюционного процесса, не противопоставляя, а соподчиняя его естественному отбору.

§ 4. Заключение

В отечественной литературе эволюционные концепции ранних генетиков часто называют неодарвинизмом. Еще Б. М. Козо-Полянский (1925) все теории ранних генетиков относил к разновидностям дарвинизма и к неодарвинизму. Отождествление эволюционных доктрин ранних генетиков с неодарвинизмом начинает вскоре распространяться и в нашей философской литературе. В статье «Философские основы неодарвинизма» Г. Яффе (1932) считает такое отождествление само собою разумеющимся. Занимая ламаркистские позиции, этот автор называет неодарвинистами всех тех, кто был против наследования приобретенных признаков, безотносительно к тому, какую точку зрения разделял тот или иной биолог по вопросу о естественном отборе.

Смешение эволюционных взглядов ранних генетиков с неодарвинизмом приняло особенно широкие размеры начиная со второй половины 30-х годов. В эти годы оно широко практиковалось в публикациях сторонников «творческого дарвинизма».

В статье «Дарвинизм и антидарвинизм» Шмальгаузен (1939б, стр. 158, 162) к разряду неодарвинизма отнес эволюционные взгляды де Фриза, а позднее (Шмальгаузен, 1946) также и взгляды Иоганнсена и Лотси.

В послевоенные годы смешение взглядов ранних генетиков с неодарвинизмом можно констатировать не только в литературе, написанной с позиций псевдодарвинизма, но и в таких книгах, как «История эволюционных учений в биологии» (Берман, Зеликман и др., 1966, стр. 252).

Определение эволюционных взглядов ранних генетиков как модификаций неодарвинизма ошибочно. Эти концепции были направлены против всех форм дарвинизма, в том числе, разумеется, и против неодарвинизма. Более правильно

называть совокупность этих воззрений генетическим антидарвинизмом. Дубинин (1968) справедливо пишет, что «в руках Бэтсона, Иоганнсена, Лотси и других теория гена всем своим острием оказалась направленной против дарвинизма» (стр. 7). Сходство между генетическим антидарвинизмом и неодарвинизмом ограничивалось отрицанием наследования приобретенных свойств (и это была общая для них положительная сторона позиции) и отрицанием значения для эволюции фенотипических изменений. Последнее было общей их ошибкой, связанной с недооценкой роли фенотипа в эволюции, полным отрывом ненаследственного от наследственного, с непониманием того, что морфозы и другие онтогенетические преобразования могут как бы прокладывать путь наследственным изменениям. Как неодарвинисты, так и генетики-антидарвинисты рассматривали идеи, подобные гипотезам органического отбора (Болдуина, Ллойда Моргана и Осборна), как ламаркистские. Главный же вопрос эволюционной теории — вопрос о творческой роли естественного отбора — неодарвинизм и генетический антидарвинизм решали противоположно. Неодарвинизм, как и классический дарвинизм, защищал теорию эволюции на основе накапливающего действия отбора, а генетический антидарвинизм отвергал ее.

ПОЛУВЕКОВОЙ ЮБИЛЕЙ ДАРВИНИЗМА

Здесь будут рассмотрены работы, специально посвященные 50-летию дарвинизма (1909), а также исследования, содержащие оценку развития и состояния дарвинизма, опубликованные в 1907—1911 гг. Юбилей дарвинизма проходил в исключительно неблагоприятной обстановке. Число сторонников теории Дарвина, по отзыву О. Гертвига (1910, стр. 46), сильно снизилось, а Тимирязев констатировал рост реакционных поползновений среди эволюционистов. Не следует, однако, думать, что в эти годы ряды дарвинистов не пополнялись и его сторонники были представлены только «старыми могиканами». Работы, посвященные 50-летию «Происхождения видов», показывают, что нашлись и молодые ученые, объективно (т. е. очень высоко) оценившие научное значение дарвинизма, поддержавшие его, сделавшие вклад в его развитие. Материалы, приводимые в этой главе, показывают, что годы кризиса не были временем абсолютного отрицания дарвинизма и полного господства необъективных оценок.

§ 1. Работы В. Келлога, Р. Локка и Т. Моргана

Серьезное исследование путей развития и современного состояния дарвинизма было осуществлено в США Келлогом (Kellog, 1907). Книгу «Дарвинизм сегодня» он посвятил полувековым итогам развития дарвинизма.

В первых главах, носящих характерные названия, — «Атакованный дарвинизм», «Гибель дарвинизма» и т. п. — рассматриваются различные возражения против учения Дарвина, доказывается, что факт эволюции непреложен, а положения дарвинизма в ряде случаев еще проблематичны. Подробно рассматриваются возражения, связан-

ные с характером и причинами изменчивости, с недостаточностью геологического времени для эволюции, основанной на дарвиновских законах, с маловероятностью случайного совпадения одновременно нескольких изменений, с трудностью объяснения первых фаз эволюции образований, полезных только в развитой форме с позиций теории отбора и т. п. Рассмотрены также трудности объяснения с помощью селективного механизма образования межвидовой стерильности и многих случаев полового отбора, возражения, связанные с тем, что теория естественного отбора слишком сильно опирается на аналогии с искусственным отбором и имеет мало подтверждающих ее прямых фактов.

В следующих главах анализируется аргументация защитников дарвинизма от Геккеля и Вейсмана до Уэлдона и Плате, рассматриваются теории органического (совпадающего) отбора, различные теории изоляции, ламаркистские теории эволюции, мутационистские гипотезы эволюции. Приводятся критические высказывания против ламаркизма и мутационизма.

В последней (12-й) главе Келлог достаточно объективно освещает современное состояние дарвинизма. Теория естественного отбора, отмечал он, не дает еще полного толкования видообразования, так как не объясняет «начальных этапов изменения», а проблемы причин изменчивости и способов обособления (изоляции) — главные в теории видообразования. Остается неясным, как происходит «внедрение в филогенез» адаптивных онтогенетических изменений. Еще много темного существует в проблеме эволюции неадаптивных признаков. Однако конкурирующие с дарвинизмом объяснения причин эволюции слабы, и поэтому неправильно было бы поддерживать мнение о «гибели дарвинизма». Хотя он и переживает кризис, но остается вполне жизнеспособным.

Таково содержание этого интересного критического обзора. Книга Келлога — важный документ, доказывающий ошибочность утверждения, что в первом десятилетии нашего века дарвинисты сохранились лишь среди доживающих век старых биологов, что сторонники Дарвина — это горстка ученых «викторианской эпохи» (слова Бэтсона), что все молодые силы науки — биологи новой волны, считающие дарвинизм забавным заблуждением ученых прошлого века. В 1907 г. Келлогу было 40 лет. Как видно,

неправильно мнение, что в начале нашего века безраздельно господствовал антидарвинизм, распространившийся под влиянием новейших генетических идей. Книга Келлога доказывает, что это влияние было далеко не безраздельным.

В книге Р. Локка «Изменчивость, наследственность и эволюция» (Lokk, 1906) содержалась оригинальная попытка объединить дарвинизм с менделизмом. В противовес мнению большинства генетиков Локк настаивал на том, что механизм естественного отбора способен управлять процессом эволюции, если он будет сортировать, перерабатывать и накапливать изменения, с которыми имеют дело генетики, т. е. с различиями, подчиняющимися законам Менделя. Он высказал предположение, что менделирующие признаки служат материалом отбора и являются результатом его действия.

Работа Локка содержала, таким образом, мысли, предвосхищавшие развитие идей эволюционной генетики. Это была одна из первых работ, в которых вместо противопоставления дарвинизма менделизму выдвигалось положение о необходимости их синтеза и предлагался вариант такого рода теории. Книга Локка вызвала немало откликов и нет сомнения, что она оказала влияние на поколение молодых американских биологов и особенно генетиков, таких как Г. Меллер и А. Стертевант (см. Allen, 1968, стр. 136). Хотя идеи, высказанные Локком, и носили характер черновых набросков, их следует оценить очень высоко, так как в разгар кризиса эволюционной теории и экспансии генетического антидарвинизма в предъюбилейный год прозвучал голос не только в защиту дарвинизма, но и против господствовавшего взгляда на менделизм как на течение, вытесняющее из науки устаревшие догмы учения Дарвина.

Отозвался о дарвинизме в дни его юбилея и Морган, бывший в те годы уже выдающимся экспериментальным эмбриологом, начинавшим свое восхождение в области генетики. В главе 15-й будут рассмотрены эволюционные воззрения Моргана более позднего времени, а здесь мы остановимся на его статьях «За Дарвина» (Morgan, 1909) и «Случайность или преднамеренность в происхождении и эволюции адаптаций» (Morgan, 1910). Морган подчеркивал, что Дарвин сослужил великую

службу биологии, впервые поставив учение об эволюции на крепкую научную основу. Теория Дарвина заслуживает наибольшей похвалы, возможно, за то, что обобщая массу наблюдений, она открывала пути к дальнейшим поискам. В этом отношении она противоположна спекулятивным тенденциям Вейсмана и неодарвинистов, стремящихся создать законченную теорию.

В первые годы нашего века Морган был увлечен теорией де Фриза и придерживался мутационной гипотезы видообразования. В 1909—1910 гг. он изменяет свои взгляды и более высоко оценивает значение случайных мелких мутаций. Он подчеркивал, что большинство таких мутаций не сразу ведет к образованию нового вида, а является внутривидовыми изменениями. Но он прошел мимо возможности отождествить «неопределенную наследственную изменчивость», на которой Дарвин строил теорию отбора, с наблюдаемыми им в опытах с дрозофилой небольшими мутациями. Вслед за европейскими генетиками и Морган утверждал, что отбор, по представлениям Дарвина, имел дело с изменениями, которые, как теперь доказано, оказались ненаследственными. Морган считал непреложными выводы Иоганнсена о бессилии отбора в чистых линиях и о том, что отбор является лишь негативным фактором эволюции.

Отрицательное отношение Моргана к теории естественного отбора, возможно, объясняется также тем, что она не была основана на экспериментальных данных. Заняв однажды такую позицию, Морган обнаружил затем значительный консерватизм своих убеждений. Так, например, реферируя работу Г. Мак-Керди и В. Кастля, в которой доказывалось влияние отбора и скрещивания на окраску и рисунок шерсти у крыс и морских свинок, Морган (Morgan, 1907) пытался истолковать полученные ими данные не действием отбора, а предсуществованием многих типов окраски в природе, которые «лишь на первый взгляд кажутся полученными с помощью отбора» (стр.751). Между тем Мак-Керди и Кастлю удалось доказать, что отбором с последующим разведением цветных рас внутри себя можно получить наследственно закрепленную любую желаемую окраску. Показав это, упомянутые авторы сделали и адекватные выводы: они заявили, что их опыты подтверждают основы дарвинизма — способность отбора направленно изменять признаки расы.

В статье «Т. Г. Морган и проблема естественного отбора» Г. Аллен (Allen, 1968) подчеркивает, что «такие экспериментаторы, как Морган, были настроены против теории естественного отбора Дарвина из-за недоверия к методам построения этой теории Он полагал, что прошли те дни, когда для создания теории было достаточно нескольких фактов и парочки идей... Его раздражали устаревшие традиции в биологии. Морган считал, что самый тяжкий грех, который может совершить ученый — выдвигать теории, которые невозможно проверить... Как и определенная часть нового поколения биологов-экспериментаторов, Морган отрицательно относился к идеям и методологии своих учителей» (стр. 137). Среди этих утверждений верно лишь то, что Морган был против теории естественного отбора. Судя же по мнениям, высказанным о Дарвине в 1909—1910 гг., которые мы привели выше, Морган не мог думать, что его теория основана лишь на нескольких случайных фактах и не может быть проверена опытным путем. Морган, принадлежавший к школе биологов-экспериментаторов-эмпириков, был резок в суждениях не только относительно тех гипотез, в которых спекулятивно-натурфилософская часть перевешивала «рабочую» часть, но иногда высказывался и против гипотез вообще, наивно полагая, что к открытию законов можно пробиться, минуя этап предположений, прямо с помощью решающих экспериментов. В последующие годы, создавая вместе с учениками хромосомную теорию наследственности, Морган своей деятельностью опроверг догмат о возможности строить научные теории, «не измышляя гипотез».

§ 2. Сборник «Дарвин и современная наука» и отзывы о юбилее некоторых европейских биологов

В юбилейном сборнике «Дарвин и современная наука» (Seward, ed., 1910), содержащем 28 статей и письмо Дж. Гукера редактору сборника А. Сьюарду, приняли участие патриархи дарвинизма Геккель и Вейсман, ведущие генетики и цитологи Бэтсон, де Фриз и Страсбургер, экспериментальные биологи Д. Лёб и Г. Клебс, палеонтологи В. и Д. Скотт, эмбриолог А. Седжвик, биогеографы У. Тейселтон-Дайр и Г. Гедов и др. Девять статей посвящены влиянию идей Дарвина на геологию, филосо-

фию, физику, историю, социологию, языковедение, астрономию и даже на религиозную мысль. Четырнадцать статей посвящены состоянию антропологии, генетики и цитологии, эмбриологии, палеоботаники и палеозоологии, экспериментальной морфологии, биогеографии, биологии цветков и физиологии движения растений. Из них в трех статьях обсуждаются работы самого Дарвина или вопрос об их влиянии на развитие науки. Статья Дж. Томсона посвящена предшественникам Дарвина. И лишь четыре статьи посвящены проблемам эволюционной теории. Работа Вейсмана посвящена теории отбора, де Фриза — изменчивости как фактору эволюции, Паультона — значению окраски в борьбе за существование и, наконец, Ллойда Моргана — психическим факторам эволюции. Из этого перечня видно, что в сборнике Сьюарда показана необъятная широта воздействия эволюционной идеи на всю науку и мировоззрение и в первую очередь — коренные и всесторонние преобразования, которые под ее влиянием произошли в большинстве биологических наук. Однако в этой объемистой книге гораздо меньше места уделено анализу самой эволюционной теории Дарвина, и это можно объяснить влиянием общей ситуации, сложившейся в этой науке и в особенности в дарвинизме.

Этот недостаток сборника может быть приписан такту его английских организаторов, не желавших увековечить катастрофу дарвинизма, которую, как считалось, он потерпел в предъюбилейные годы.

Рассмотрим подробнее важную статью Вейсмана (Seward, ed., 1910). Вначале подчеркивается, что главная заслуга Дарвина состоит в разрешении «великой загадки целесообразности и в объяснении возникновения адаптации механизмом отбора» (стр. 18). Если отказаться от признания отбора, то неизбежно должен быть принят принцип Лейбница о «предустановленной гармонии». Связь между условиями жизни и адаптациями организма может быть научно объяснена только с помощью теории отбора. Критикуя механоламаркизм, Вейсман писал о невозможности объяснить с этих позиций эволюцию стерильных форм муравьев и рабочих пчел и подчеркивал, что «существуют веские основания для сомнения в истинности этого принципа, так как старые и новейшие опыты (Земон, Каммерер) бездоказательны» (стр. 22). Далее Вейсман рассматривает возражения против теории отбора.

Он критикует воззрения Бэтсона и де Фриза. Скачкообразная изменчивость, которая якобы без отбора способна творить эволюцию, на самом деле лишь очень редко может иметь значение в природе. Обсуждая вопрос о селективной ценности мельчайших «первоначальных шагов изменчивости», Вейсман отметил, что отрицание этого тезиса дарвинизма покоится на голословных утверждениях. Наблюдения за явлениями имитации окраски и мимикрии, а также за «мельчайшей величиной шагов прогресса» (стр. 27) свидетельствуют в пользу дарвиновского решения этого вопроса. Выступая в защиту гипотезы «зародышевого отбора», он утверждал, что именно эта форма отбора «поставляет индивидуальному отбору тот материал, из которого строятся адаптации» (стр. 34). Вейсман обсуждал гипотезу органического или совпадающего отбора, как он пишет, «детально разработанную Болдуином, Морганом и Осборном», но не соглашался с ней: «по моему мнению, здесь влияет не органический отбор, а основную роль играет зародышевый отбор» (стр. 41).

Последняя часть статьи посвящена проблеме реальности естественного отбора. Подчеркивается ценность экспериментально-статистических исследований отбора (работы А. Чеснола и Е. Паультона). Однако, как полагал автор, «процесс естественного отбора является логической необходимостью, вытекающей из действия трех факторов: наследственности, изменчивости и борьбы за существование, к которым следует добавить четвертый фактор — интенсификацию изменчивости с помощью зародышевого отбора» (стр. 50).

Далее Вейсман приводит косвенные доводы в пользу существования отбора (подражательные и покровительственные окраски, мимикрия, взаимные приспособления цветов и насекомых-опылителей и т. п.). Важны и до сих пор актуальны идеи Вейсмана по вопросу о соотношении отбора и персистирования. Теория отбора, писал он, объясняет не только изменение видов, но и их сохранение (персистирование). Отбор способен не только изменять виды к более адаптивному состоянию, но и сохранять их, закрепляя наивысшие достижения в развитии адаптаций. Такое консервативное влияние отбора является существенной особенностью его механизма и всего процесса эволюции. Хочется подчеркнуть тот факт, что проблему соотно-

шения устойчивости и изменяемости в развитии Вейсману удалось сформулировать более диалектично, чем некоторым современным авторам, которые полагают, что устойчивость форм — лишь заблуждение метафизически мыслящих ученых (как, например, Давиташвили, 1968).

В заключение Вейсман писал: «Нет сомнения в том, что отбор есть причина и всемогущий фактор эволюции... Мы должны принять теорию отбора потому, что эволюция и адаптация должны иметь естественную основу, и потому, что это единственно возможное их объяснение» (стр. 61). Эта мысль проводится и в другой работе (Weisman, 1909): «Мы должны признать естественный отбор, потому что это единственно возможное объяснение» (стр. 61). Эту идею Вейсман, видимо, считал важнейшим логическим доводом в пользу теории естественного отбора.

Выводы Вейсмана, сделанные во время разгара нападок на теорию отбора, как видно, были основаны на поразительном даре предвидения направлений будущего развития науки.

Рассмотрим теперь кратко некоторые другие работы, опубликованные к юбилею Дарвина.

Во Франции, где по печальной традиции на первом плане стояли враждебные дарвинизму главным образом ламаркистские работы (Назаров, 1969, 1970; Безигер, 1971), где в эти годы разрабатывались концепции преадаптационизма и философии «творческой эволюции» (Bergson, 1907), естественным было появление в юбилейное время книги ле Дантека «Кризис трансформизма» (Le Dantec, 1909). В девяти лекциях, прочитанных в Сорбонне, он задается целью критически обсудить ряд современных исследований по эволюционной теории и показывает, что «трансформизм испытывает кризис, но это не значит, что он обанкротился». Бóльшая часть острых коллизий вокруг проблем эволюции, как утверждал ле Дантек, вызвана желанием омолодить, попытаться творчески обновить эту науку, а вовсе не является каким-то подкопом под ее основы (как полагают некоторые). Именно с этих позиций автор и рассматривает работы генетиков-менделистов, исследования де Фриза, а также опыты по наследованию травматизма и др. Ле Дантек справедливо полагал, что теория эволюции в пути, и если даже некоторые данные современной науки и несовместимы с концепциями

Ламарка и Дарвина, то это не может повести к краху эволюционной теории, а, напротив, открывает перед ней новые горизонты. Однако далее ле Дантек критикует только дарвинизм, признавая изменяемость видов, но не думая, что дарвиновские объяснения являются удовлетворительными.

В заключение ле Дантек проводит мысль, которая доказывает, что он не только критически анализирует кризис трансформизма, но что сам находится в его власти. Разочарованный в успехах науки, он настаивает на избавлении от кризиса путем наблюдения природы без какой-либо первоначальной теоретической идеи. Мы еще ничего не знаем и все следует начинать сначала! Это пессимистическое заключение совершенно не вяжется с его же выводом о том, что наука постепенно накапливает зерна истины и что современный кризис не является результатом крушения всех предшествующих знаний.

Интересны оценки дарвинизма и всей ситуации, сложившейся к юбилейным дням в эволюционной теории, приведенные в работах Рихарда и Оскара Гертвигов.

«Многие биологи, хотя в общем они принадлежат к числу сторонников дарвинизма, очень сдержанно выражают свои мнения, так как они дают себе ясный отчет в многочисленных затруднениях, которые лежат на пути этой теории», констатировал Р. Гертвиг (1909, стр. 22). Этот отзыв отмечает существование большой группы биологов, придерживающихся по отношению к дарвинизму в общем благожелательного нейтралитета, но прежде всего заботящихся об осторожности и не желающих втягиваться в обсуждение трудных проблем причин эволюции. Все многообразие теорий эволюции Р. Гертвиг сводит к следующим основным направлениям: филогенетический преформизм; теория бластогенного преобразования видов (неодарвинизм); теория соматогенного преобразования видов (неоламаркизм).

К первому направлению он правильно относит телеологические и автогенетические теории Бэра и Нэгели, отмечая, что вся совокупность фактов свидетельствует против него. Изложив аргументацию механоламаркизма, Р. Гертвиг отвергает и ее, потому что вся масса существующих пассивных приспособлений не может возникнуть путем упражнения или же прямого приспособления.

В пользу дарвинизма свидетельствуют работы селекционных учреждений, таких как опытная станция в Свалёфе (Швеция). В начале века ими было показано существование массы мутантов, которые «по своему характеру, бесспорно, принадлежат к области индивидуальных уклонений в смысле Дарвина» (стр. 33). Оценивая дарвинизм в целом, Р. Гертвиг писал, «что естественный отбор оказывает... могущественное влияние на органический мир, в этом, по моему мнению, не может быть никакого сомнения..., следовательно, весь вопрос в том, достаточно ли сильно его действие, чтобы он мог... вызвать образование или, лучше сказать, упрочение новых видов» (стр. 36). Как и многие ученые того времени, Р. Гертвиг пришел к заключению, что главный недостаток — отсутствие экспериментальных работ, доказывающих действие естественного отбора. Такие работы, справедливо заключал он, методически очень трудны, но совершенно необходимы.

Оскар Гертвиг (1910) в статье «Современное положение дарвинизма», помещенной в книге «Развитие биологии в 19-м столетии», писал о наличии «кризиса дарвинизма» (стр. 46). Учение об эволюции стало бесспорной истиной, в то время как теория отбора ныне должна рассматриваться лишь как одна из возможных гипотез. Главные ее трудности заключаются в отсутствии доказательств наследования приобретенных признаков. Дарвин, а еще больше Геккель придавали этому принципу большое значение, и это-то обстоятельство и «увеличивало популярность дарвинизма» (стр. 52). Вейсман, подчеркивая всемогущество отбора, был весьма последователен, но его концепция «ультрадарвинизма» также пока не имеет экспериментальных доказательств.

Самое опасное в современном кризисном состоянии теории эволюции — догматизм: «И ламаркизм, и дарвинизм, и все другие родственные теории намечают только мимолетные фазы в истории науки; они дают нам только осколки отыскиваемой истины» (стр. 61). В отличие от позиции Р. Гертвига О. Гертвиг не был близок к дарвинизму и слишком скептически (почти агностически) подходил к уровню, достигнутому современной ему наукой. Ныне мы можем судить, сколь опрометчиво было его мнение о дарвинизме как о такой же «мимолетной фазе истории науки», как ламаркизм и другие теории эволюции.

Остановимся на интересной работе Ф. Дофлейна, опубликованной в 1911 г. Автор старался показать, «какова в настоящее время роль дарвиновой теории в изучении проблем происхождения видов» (1915, стр. 73). В дискуссии между дарвинизмом и ламаркизмом «пока нет абсолютно неоспоримых фактов, доказывающих правильность одной из этих доктрин». Этим Дофлейн и объяснял то, что «большинство исследователей лишь в том смысле оставались верными Дарвину, что они, как и он сам делал, пользовались как селекционной теорией, так и учением Ламарка» (стр. 81). Однако факты мутационной изменчивости и расщепления свидетельствуют в пользу того, что в природе существует материал для естественного отбора. По Дофлейну, спорным является «вопрос, ведет ли борьба за существование к отбору» (стр. 86), но последние данные «точнейшим образом доказывают» (там же) наличие отбора. Пока неоспоримо только «консервативное действие отбора» (стр. 89), так как все существующие данные «не могут служить доказательством того, что отбор на основе произвольной изменчивости действует творческим образом» (стр. 92).

Подводя итог, Дофлейн утверждал, что «в общем намечается все же тенденция отводить принципу отбора в борьбе за существование более ограниченное значение, чем то, которое ему отводил Дарвин» (стр. 93), и дополнять его принципом наследования приобретенных признаков. В эволюционной теории «намечается достойный внимания переворот в основных воззрениях» (стр. 94), который заключается в обесценивании общих споров и в переходе к экспериментальному изучению частных вопросов, например мимикрии. Новая теория эволюции строится в медленной и кропотливой работе, и ей не по дороге с универсальным ламаркизмом и вейсманизмом, для которых так характерны «абстрактные умозрения и односторонние суждения» (стр. 95).

Оценивая взгляды Дофлейна, следует выделить положение о том, что кризисное состояние теории эволюции не является тупиком и что выход из него состоит в переходе от конструирования претендующих на универсальность шатких гипотез к систематическому наступлению на неизвестное с помощью экспериментального изучения одного частного вопроса за другим.

§ 3. Полувековой юбилей дарвинизма в России

В связи с 50-летием дарвинизма многие русские биологи разных поколений выступили в его защиту с анализом его состояния и с воспоминаниями. К юбилею был приурочен выход исследования Н. В. Цингера (1909) о видообразовании с помощью естественного отбора у сорняков льна (рыжика и торицы). В следующей главе будет показано, почему труд Цингера должен был быть выделен в качестве лучшего подарка к юбилею дарвинизма.

В 1910 г. был опубликован сборник «Памяти Дарвина», в котором приняли участие Мечников, Тимирязев, Мензбир, И. П. Павлов, Н. А. Умов и М. М. Ковалевский. В предисловии Умов вспомнил слова А. О. Ковалевского, который в 1882 г., обращаясь к коллегам, назвал Дарвина «нашим общим великим учителем, человеком, именем и направлением которого проникнуты теперь все науки; всюду проникла идея Дарвина» («Памяти Дарвина», 1910, стр. 1). Эта мысль была как бы положена в основу сборника. Она подчеркивала, что за прошедшие четверть века Дарвин не перестал быть «великим учителем».

Рассмотрим вначале юбилейные выступления дарвинистов старшего поколения — Мечникова и Тимирязева.

В «Этюдах оптимизма» (1909 г.) Мечников высказался в пользу дарвинизма более определенно, чем он это делал в 70-е годы: «С точки зрения научного мировоззрения не может быть и речи о каком бы то ни было предопределении. Связь между плодопошением и естественной смертью должна была быть установлена великим законом подбора. Благодаря ему всякая способствующая размножению организация выживает, в то время как неприспособленная и неспособная дать потомство исчезает» (стр. 93).

На юбилейных торжествах в Кэмбридже, выступая от имени России и Франции, Мечников говорил об основополагающем значении дарвинизма для медицины о собственных попытках применить учение о борьбе за существование к сравнительной патологии воспалительных процессов, к процессам фагоцитоза. В статье «Дарвинизм и медицина» (1910 г.) Мечников сформулировал очень важную мысль, подчеркнув, что идея Дарвина о естественном отборе «оказала магическое влияние на успешный ход знаний и скоро она настолько вошла в плоть и кровь положительной науки, что ею стали пользоваться

как основанием для самых разнообразных и многочисленных теоретических и практических приложений» (стр. 113). И далее на нескольких примерах Мечников показал плодотворность идей дарвинизма для медицины.

С серией статей, посвященных юбилею, выступил Тимирязев. Часть из них вошла в сб. «Памяти Дарвина».

Статья «Ч. Дарвин» была посвящена сравнению дарвинизма с ламаркизмом и критике новейших учений об эволюции. Тимирязев подчеркивал, что между теориями Ламарка и Дарвина лежит «бездна» как в отношении к фактам, так и в самом способе рассуждений (стр. 25). «Голословностью» доводов не ограничивается «неудовлетворительность объяснений, предложенных Ламарком. Еще менее выдерживает критику второе положение его теории — наследование приобретенных упражнением признаков. Это необходимое для Ламарка допущение после тщательной проверки отрицается большинством современных ученых» (там же). По отношению к животным все объяснения Ламарка «оказываются лишенными почвы» (там же). Указывая на влияние среды как причину изменчивости, Ламарк, по словам Тимирязева, «стоял на почве действительно наблюдаемых фактов», но ошибочно полагал, что все эти изменения обязательно должны быть приспособительными.

В этой статье Тимирязев блестяще сформулировал мысль о принципиальном различии между ламаркизмом и дарвинизмом. Возражая ламаркистам, Тимирязев писал: «Изменяться не значит приспособляться, совершенствоваться; понятие изменения не заключает в себе логически понятия совершенствования; само по себе изменение может быть и вредно, и безразлично, и, конечно, в незначительном только числе случаев полезно» (стр. 25, 26). В этой формулировке Тимирязев превосходно выразил сущность принципа селекционизма: отыскание пригодного путем перебора множества вариантов.

Показав, что идея прямого приспособления вводит в объяснение органической целесообразности момент чуда, управляющего направлением изменчивости, Тимирязев с этой же позиции критикует и мутационизм: «Положим, по Коржинскому, удалось доказать, что все изменения в природе происходят скачками, — что же далее? Как же объясним мы, почему в результате этих скачков явятся целесообразно организованные формы?» (стр. 31). Если

отрицать теорию естественного отбора, то остается только «допустить существование в организмах тенденции прогресса» (там же), т. е. надприродной силы.

Сопоставляя дарвинизм с менделизмом, Тимирязев утверждал, что поскольку менделизм правилен, он «служит только поддержкой дарвинизму, устраняя одно из самых важных возражений, когда-либо выдвинутых против него» (стр. 35).

Нами уже приводились полемические высказывания Тимирязева, в которых принижалась роль менделизма в развитии науки.[1] В этих насыщенных эмоциями оценках менделизма у Тимирязева можно встретить неточные и даже неправильные формулировки.[2] В отличие от этого в цитированной статье Тимирязева содержится верная мысль о том, что менделизм не только не противоречит дарвинизму, но и служит ему существенной поддержкой.

Оценивая состояние проблемы естественного отбора, Тимирязев замечает, что «число непосредственных наблюдений над существованием отбора в природе пока еще очень ограничено» (стр. 35), и объясняет это «громадной трудностью» их проведения и отсутствием методики учета действия отбора в природе. Он правильно судил, что разработка биометрии дала «точный метод для учета этих явлений» (стр. 37) и позволила Уэлдону «дать первый образцовый пример» (стр. 36) изучения естественного отбора в природной обстановке и моделирования его в прямом опыте.

Возражения против дарвинизма, связанные с отрицанием накапливающей роли искусственного отбора, Тимирязев отводит ссылкой на результаты, достигнутые Бёрбанком. Однако он не упоминает о самых веских возражениях против теории отбора, сделанных на основании опытов Иоганнсена.

---

[1] В ответ на утверждение Бэтсона, что менделизм также важен, если еще не важнее дарвинизма, Тимирязев запальчиво возразил: «Менделизм составляет только маленький эпизод в необъятном целом, называемом дарвинизмом» («Памяти Дарвина», 1910, стр. 66).

[2] На отношение Тимирязева к менделизму влияли не только такие факторы, как логика борьбы за дарвинизм и темперамент ученого, но и односторонне физиологическое понимание наследственности (как момента инерции в обмене веществ), а также негативное отношение к идее дискретности ее материальных носителей.

В этой статье Тимирязев превосходно обобщил недостатки, свойственные всем попыткам разработать особые теории эволюции: «Ни один из новейших естествоиспытателей, пытавшихся выступить со своей теорией на смену дарвинизма, не охватывал вопроса во всей его совокупности,... как это сделал Дарвин. Каждый останавливался на одной какой-нибудь стороне вопроса, умышленно или неумышленно упуская из вида остальные... Но еще важнее... отметить, что за эти полвека не предложено иного ответа на основной вопрос, на который отвечал дарвинизм. И теперь, как за полвека тому назад, предстоит выбор: или дарвинизм, или отказ от какого бы то ни было объяснения» (стр. 27).

Эти заключения, сделанные Тимирязевым более 60 лет тому назад, сохранили все свое значение и в наши дни. Для всех форм антидарвинизма была характерна тенденция выпятить или даже абсолютизировать какой-нибудь один или же часть факторов эволюции и этим самым разрушить фундамент теории эволюции, созданный Дарвином, — идею взаимодействия многих факторов.

Обратимся теперь к юбилейным выступлениям более молодых русских биологов. В первой части речи «Эволюция и эмбриология» А. Н. Северцов (1910) впервые предложил очерк теории филэмбриогенезов, в котором показал, что биогенетический закон Геккеля—Мюллера является частным случаем более общих морфологических отношений между филогенезом и онтогенезом. Он установил, что при эволюции органов посредством ранних эмбриональных изменений рекапитуляции либо отсутствуют вовсе, либо проявляются только на самых ранних стадиях и что биогенетический закон действует лишь в случае эволюции путем «надставок стадий».[3]

Вторая часть речи была посвящена защите дарвинизма и исторического метода исследований. Северцов (1922) обратил внимание на то, что многие специалисты по физиологической эмбриологии забывают, что «онтогенез есть функция филогенеза» и что «без понимания законов

[3] Через два года Северцов издает «Этюды по теории эволюции» (1912), в которых теория филэмбриогенезов обосновывается более полно.

эволюции мы не можем понять и законов индивидуального развития, скажу больше, законов жизни» (стр. 303). Далее, вступая в полемику с неовиталистами, Северцов подчеркивал: «Напрасно было бы искать у неовиталистов подробного и обстоятельного опровержения дарвинизма, вместо него мы в громадном большинстве случаев находим только голословное и радостное заявление, что „дарвинизм умер" и что говорить о нем больше не стоит, или старые, давно опровергнутые ссылки на то, что это теория случайностей... Для нас важно отметить тот факт, что неовиталистами дарвинизм не опровергается, а просто отвергается» (стр. 307).

Дарвинизм не умер, а живет и должен развиваться — такова была главная идея второй части речи Северцова.

В годы кризиса Шимкевич (1910) занимал отчетливо дарвинистские позиции, утверждая в фундаментальной работе «Биологические основы зоологии», что именно естественному отбору принадлежит роль общего регулятора, которому подчинены все другие факторы.

В течение почти четверти века эта книга (как и работы Тимирязева) способствовала тому, что кризис дарвинизма в России проходил в ослабленной форме.

В речи, посвященной 50-летию дарвинизма, казанский зоолог А. А. Остроумов (1909) подчеркнул, что «внеся в эволюционную теорию принцип естественного отбора, Дарвин придал этой теории небывалую силу» (стр. 8) и что «все возражения, направленные против селекционной теории, только углубляли идею эволюции» (стр. 8). Он удачно назвал неодарвинистов «чистыми селекционистами» (стр. 6) и справедливо отметил, что именно они являются наиболее последовательными приверженцами основной идеи дарвинизма.

История науки доказала несостоятельность как всех старых, так и новейших форм антидарвинизма.

В ряде работ и особенно в «Географии животных» А. М. Никольский (1909) выступил с критикой основных направлений антидарвинизма и с аргументацией в пользу того, что утверждения об «устарелости» дарвинизма совершенно несостоятельны.

В. Талиев (1910) в брошюре «Ч. Дарвин» соглашался с тем, что теория борьбы за существование с вытекающим из нее естественным отбором полностью сохранила свое научное значение. Все попытки сдать дарвинизм в архив,

объявить его устаревшей теорией оказались безуспешными. В заключение Талиев подчеркивал, что «как общий принцип, дающий одну цельную точку зрения для объяснения всей совокупности фактов органической жизни, она пока ничем не может быть заменена, да и едва ли будет когда-либо заменена. Только теория отбора и может объяснить в свете причинности происхождение той гармонии в природе, которая всегда так поражала ум человека» (стр. 42).

Характеризуя новую обстановку в эволюционной теории, сложившуюся в год юбилея дарвинизма, В. В. Лункевич (1910) констатировал многообразные формы наступления на дарвинизм. По его словам, оно ведется со всех сторон (стр. 138): и справа (реакция), и слева («новаторы»), и сверху («академические высоты»), и снизу («вульгаризующие популяризаторы»).

Не следует думать, что в России того времени было принято только воздавать должное дарвинизму и защищать его от нападок. В те годы публиковались и работы иного содержания. В качестве примера можно привести серию статей А. А. Тихомирова, в числе которой были и «юбилейные» (1907, 1910), содержавшие критику дарвинизма с клерикальных позиций, призывы к упразднению дарвинизма за его атеистические тенденции. Судьба дарвинизма рисовалась этому автору безрадостной.

Нами приведен материал, доказывающий, что в годы, когда кризисные явления в эволюционной теории подходили к своему пику, нашлось много биологов разных поколений и различных специальностей, которые выступали в защиту дарвинизма. Не все они приходили к правильным выводам по вопросу о соотношении дарвинизма с экспериментальной генетикой. Желая отстоять дарвинизм, некоторые делали это ценою отрицания данных генетики. Защита дарвинизма от нападок со стороны генетического антидарвинизма вела их к игнорированию фактов, имевших капитальное значение для познания наследственности.

Если учесть также, что в годы кризиса не угасли и исследования естественного отбора (которые будут рассмотрены в следующем разделе), то этих данных, вероятно, достаточно, чтобы отвергнуть мысль о том, что в тот период дарвинистами оставались только старцы, ставшие под его знамена в дни своей молодости.

ИССЛЕДОВАНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА И ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Слабая изученность основы дарвинизма — естественного отбора — вызывала наиболее острые затруднения и постоянно являлась причиной критики селекционизма. Вполне закономерно поэтому, что, несмотря на сильнейший натиск антидарвинизма, который многими учеными был принят за окончательную гибель дарвинизма, отдельные биологи занялись накоплением наблюдений и экспериментальных материалов о действии естественного отбора. Они правильно считали, что только таким путем можно окончательно решить вопрос о том, действует ли в природе механизм селекции, каковы его формы и эволюционные результаты.

В течение первых двух десятилетий XX в. было выполнено еще немного подобных работ (здесь сказывалась тормозящая роль кризисной ситуации). Но среди них были превосходные, ставшие классическими исследования. Складывалось несколько направлений в изучении естественного отбора и исподволь продолжалось накопление данных, приведших вскоре к удивительному перелому 30—40-х годов, в течение которых позиции дарвинизма капитально укрепились.

В работах одного из важных направлений таких исследований, основу которого заложили эксперименты Иогансена, Дженнингса и др., были получены данные об эффективности отбора только в генетически гетерогенных популяциях. Эти данные должны были направить исследователей на изучение степени гетерогенности природных популяций и частоты разных типов мутирования. Только зная эти показатели, можно было судить о подлинных возможностях естественного отбора в природной обстановке. Вместо этого, как известно, был сделан по-

спешный вывод о несостоятельности дарвиновского тезиса, о способности отбора направленно накапливать новообразования.

§ 1. Изучение поддерживающего отбора

Направление экспериментальных исследований естественного отбора, выводы из которых в период кризиса также нанесли существенный удар по основам дарвинизма, заключалось в изучении поддерживающей формы отбора. В настоящее время мы знаем, что естественный отбор имеет различные формы и часто проявляется его поддерживающая, а не преобразующая, «движущая» форма действия. Ф. Шеппард (1970) правильно замечает, что, «согласно имеющимся фактам, отбор чаще поддерживает постоянство признака, а не изменяет его» (стр. 20). Это не мешает, однако, считать безупречно доказанным то, что иногда селективные силы продолжительное время способны действовать над созданием новой адаптивной нормы, т. е. над выработкой нового комплекса адаптаций или же над существенным преобразованием наличного комплекса их. В период же кризиса экспериментальные данные, свидетельствующие о распространенности поддерживающей функции отбора, были использованы для широких антидарвинистских заключений, в которых эта форма отбора была абсолютизирована. Опыты, подтвердившие существование поддерживающего отбора, стали рассматриваться в качестве свидетельств против существования преобразующего и накапливающего отбора. Приведем примеры работ, которыми была установлена поддерживающая роль естественного отбора.

Биометрическими методами было показано, что у молодых моллюсков Marpessa laminata и Arianta arbustorum существует больший размах изменчивости по ряду признаков раковины, чем у особей старшего возраста, и что это уменьшение изменчивости с возрастом популяции объясняется естественным отбором, отсекающим крайние формы и оберегающим тип вида (Weldon, 1901; Cesnola, 1907). Е. Томпсон с соавторами (Thompson a. end., 1911) сопоставили размах изменчивости осенней и весенней популяций обыкновенных ос. Было установлено, что в результате преимущественной гибели крайних вариантов во время зимовки весенняя популяция ос имеет меньшую

изменчивость, чем осенняя. В этой работе была показана консервативная сторона деятельности отбора, т. е. селекция на поддержание средних типов. Критики дарвинизма использовали подобные выводы для подкрепления своих утверждений о неспособности отбора создавать что-либо новое, выходящее за пределы уже существующего размаха изменчивости. На самом же деле данные Бэмпеса (см. главу 8, § 3), Уэлдона, Чеснолы, как и данные исследования Томпсона, Белла и Пирсона, свидетельствовали о реальности существования консервативной формы отбора, но не опровергали существования преобразующей и накапливающей форм отбора.

Наряду с исследованиями, в которых подтверждался вывод Иоганнсена о безрезультатности отбора в чистых линиях, сильный удар по основам дарвинизма наносили и выводы из опытов, доказывающих, что отбор действует лишь в пользу среднего типа, т. е. охраняет сложившуюся норму. Тем не менее сами данные об особенностях действия поддерживающего отбора несомненно были вкладом в разработку всей проблемы.

§ 2. Экспериментальные и комбинированные исследования естественного отбора как причины эволюции окрасок

К первым работам по экспериментальной проверке адаптивного значения покровительственных окрасок животных относятся опыты Чеснолы (Cesnola, 1904) с богомолами (Mantis religiosa). Он привязывал ниткой к зеленой траве насекомых разной окраски. В опыте было 45 коричневых и 20 зеленых экземпляров. Через три недели было обнаружено, что птицы съели 35 коричневых насекомых, а все 20 зеленых уцелели. К коричневой траве было привязано 20 коричневых и 25 зеленых экземпляров и на 12-й день оказалось, что все зеленые были истреблены, коричневые же были живы и к 19-му дню опыта. Этим простым опытом Чеснола положил начало массе экспериментов по изучению селективного значения покровительственных окрасок.[1] М. М. Беляев (Beljaeff, 1927)

[1] Следует подчеркнуть, что изучение эволюции окрасок продолжалось и не экспериментальными методами. Например, в са-

повторил опыты Чеснолы с богомолами и подтвердил данные о том, что насекомоядные птицы являются агентами естественного отбора насекомых. Отбор шел на развитие защитной окраски и на изменение поведения насекомого, позволяющее выбирать субстраты, соответствующие его окраске. Коричневых, желтых и зеленых богомолов привязывали к коричневым растениям и через 2 недели оказалось, что птицы уничтожили только 20% первых, но 60% вторых и 55% третьих.

В дальнейшем Беляев (1947) дополнил эти данные изучением богомолов в природе. В работе «Окраска животных и естественный отбор» он сообщает, что 77% насекомых располагались на соответствующих по окраске растениях, а 23% — на более или менее демаскирующих фонах. Именно отбор оказался причиной внутривидового полиморфизма богомолов по окраскам и такого поведения насекомых, которое позволяет виду использовать многие растения, различающиеся по окраске. Подобные опыты впоследствии ставились многими исследователями, например М. Геллером (Heller, 1928). Размещая насекомых (гусениц разных видов, бабочек и саранчу) на группах разной окраски, Геллер показал, что птицы (воробьи и куры) поедали свыше 95% особей, находящихся на несоответствующих фонах, и только 44% особей, расположенных на соответствующих фонах. В этих опытах было подтверждено, что окраска имеет большую селекционную ценность.

К. Суиннертон (Swinnerton, 1916) провел массу опытов с поедаемостью насекомых птицами, в которых было использовано до 20 000 насекомых. Полученные данные сопоставлялись с анализом желудков диких птиц и составлялась «шкала поедаемости». Подтверждалось, что насекомоядные птицы являются мощным фактором естественного отбора на выработку предостерегающих окрасок у насекомых. Суиннертон показал, что формы, хорошо защищенные предостерегающей окраской, относятся к на-

---

мом начале века появилось продарвинистское исследование мимикрии пауков, выполненное В. А. Вагнером (1901). Раскритиковав представления о случайном характере совпадений окрасок, гипотезу Т. Эймера и другие недарвинистские и антидарвинистские представления, Вагнер доказывал, что покровительственные окраски действительно существуют, что они полезны и вырабатываются естественным отбором.

именее поедаемым и расположены в самом конце «шкалы поедаемости».

Наряду с такими модельными экспериментами проводились работы и в других направлениях. Изучая смертность шелкопрядов на стадии куколки, Н. Крэмптон (Crampton, 1905) показал ее избирательный характер. В начале века Вейсман (Weismann, 1902) разработал вопрос о значении отпугивающих окрасок и показал, как они могут возникать селективным путем, а также разъяснил, что адаптивное значение окрасок не абсолютно, но что преимущество их несомненно и поддерживаться они могут только отбором. Паультон (Poulton, 1908) показал, что такой важный адаптивный признак, как прозрачность крыльев у бабочек, достигается различными морфофизиологическими путями. У одних — уменьшением размеров чешуек, у других — исчезновением пигмента, у третьих — редукцией чешуек, у четвертых — снижением пигментации и уменьшением числа чешуек. Достижение одного и того же фенотипического адаптивного эффекта разными путями свидетельствует в пользу селективного происхождения этого признака. Несмотря на скептическое отношение многих биологов к дарвинистскому истолкованию эволюции окрасок животных, Паультон в течение более чем 40 лет продолжал изучение этой проблемы на насекомых и сам получил и обобщил многочисленные данные, свидетельствующие в пользу селективного объяснения эволюции различных типов окрасок.

Плате (Plate, 1913) построил ряд, состоящий из бабочек, близких к знаменитой каллиме, сложенные крылья которой имеют сходство с листом. У Kallima numia из Африки сходство с листом еще очень черновое, как по форме, так и по рисунку жилкования, у других форм оно возрастает. Этот ряд дал возможность Плате сделать важный вывод, что такое приспособление возникает не внезапно, путем однократного мутирования, а путем накопления отбором целого ряда изменений.

Работой У. Гаррисона (Harrison, 1920) по изучению естественного отбора на бабочках пяденицы (Oporabia autumnata) было положено начало целому направлению исследований роли отбора в эволюции так называемого «индустриального меланизма» бабочек и внутривидового, генетически обусловленного адаптивного полиморфизма вида. В 1907 г. в сосновом лесу (Йоркшир, Англия) 96%

бабочек оказались темноокрашенными и только 4% — светлыми. В соседнем березовом лесу соотношение форм оказалось обратным: 15% темных и 85% светлых. В сосняке было подобрано много крыльев погибших светлых бабочек и установлено, что здесь птицы и летучие мыши атакуют светлую форму почти в 30 раз интенсивнее, чем темную. Было известно, что около 1800 г. смешанный лес из сосны, березы и ольхи был разбит на две части и разделен полосой вересковой заросли шириной в полмили. В 1885 г. после бури в южной части леса сосна выпала, а в северной, напротив, более редкими стали береза и ольха. Гаррисон предполагает, что в 1800 г. популяция бабочек в обеих частях леса была единой и одинаковой. Далее он специальными опытами устанавливает наследственную обусловленность окраски бабочек и различие этих форм по норме реакции (оказалось, например, что светлые формы откладывают яйца позже темных). Кормление темных форм в течение трех поколений на березе не дало никакого результата (т. е. превращения их в светлые формы не наблюдалось). Вывод Гаррисона сводился к тому, что покровительственная окраска насекомых вырабатывается естественным отбором, активными агентами которого выступают насекомоядные животные, а пассивными — окраска коры деревьев, на стволы которых садятся бабочки. Следовательно, доказывалось, что соответствие между окраской бабочек и окраской фона поддерживается постоянно действующим естественным отбором.

Среди экспериментальных исследований по естественному отбору были и работы, вовсе отвергавшие дарвинистские объяснения эволюции адаптаций. Например, В. Мак-Этти (McAtee, 1912) статистически обработал данные опытов Ф. Финна, проделанных в конце прошлого века в Индии, и показал, что насекомоядные птицы уничтожают с одинаковой интенсивностью как «непоедаемых» данаид (сохранилось 10—28% особей от числа предложенных), так и «приятных на вкус» бабочек, включая и виды рода Papilio (18—27% отклоненных). Это послужило Мак-Этти основой для вывода, что «парадный пример дарвинистов по мимитическому сходству самок бабочки Papilio dardanus с несъедобными данаидами» (стр. 329) основан на ошибочных умозаключениях об избирательном характере пищевой активности насекомоядных птиц. В дальнейшем этот автор на массовом материале произво-

дил анализы около 80 000 желудков птиц. Через 20 лет (в 1932 г.) он подытожил свои многолетние исследования и пришел к убеждению, что дневных бабочек уничтожают так мало, что этот процесс не может вести к отбору.

Позднее проверочными опытами было установлено, что крылья поедаемых бабочек птицы не едят, а нежные их тела быстро перевариваются и становятся неопределимыми. Противникам селекционистской теории происхождения мимикрии пришлось заявить, что «определение остатков насекомых в желудках птиц крайне затруднено. Эта методика не даст возможности приблизиться к решению вопроса» (Heikertinger, 1954, стр. 85). Однако в течение двух десятков лет заявления о ниспровержении «дарвинистского миража мимикрии» часто основывались именно на данных Мак-Этти.

Нельзя согласиться с тем, что поскольку выводы из опытов Мак-Этти носили антидарвинистский характер, их надо рассматривать лишь как напрасное массовое уничтожение птиц. Теория естественного отбора, как и любая теория, не может развиваться без разнообразных проверок и критики. Опыты Мак-Этти стимулировали новые исследования и этим самым способствовали общему прогрессу знаний. Однако в период кризиса дарвинизма они присоединились к «экспериментальным» фактам, опровергающим дарвинизм.

§ 3. Книга Дж. Гулика

Обобщающее исследование Гулика (Gulick, 1905) было основано на его многолетних наблюдениях за расообразованием в изолированных местообитаниях у моллюсков Achatinella на Гавайских островах. Главная цель работы — изучение взаимодействия изоляции и отбора в процессе эволюционного обособления (сегрегации[2]) рас и видов.

Гулик приходит к выводу, что естественный отбор служит эффективным средством создания и усиления сегрегации, которая является «ведущим фактором эволю-

[2] Гулик разграничивал понятия «изоляция» и «сегрегация». Разделение групп, вызванное пространственным барьером, — это изоляция, а обособление их в результате действия отбора до такой степени, что «исчезает способность, наклонность или возможность для скрещивания» (стр. 17), — это сегрегация.

ции» (стр. 8). Изоляция и сегрегация являются необходимыми и «фундаментальными факторами, определяющими общее направление эволюции — увеличение дивергенции» (стр. 7). Однако многообразие видов нельзя объяснить только действием естественного отбора (стр. 27). Дарвиновская теория, как полагал Гулик, преувеличивает роль отбора и недооценивает самостоятельное значение изоляции и сегрегации, а также «не объясняет дивергентную эволюцию двух изолированных групп того же вида, находящихся в одной и той же среде» (стр. 72). Эти стороны работы Гулика представляют лишь исторический интерес, так как они не оригинальны, а скорее являются модернизацией взглядов Вагнера и Роменса.

Большое значение для эволюционной теории имел предпринятый Гуликом анализ форм естественного отбора, элиминации и сегрегации. Он специально обсуждает вопрос об отборе на плодовитость. Ссылаясь на книгу Пирсона «Случайная смертность и другие исследования по эволюции», Гулик обсуждает введенное им понятие «репродуктивного отбора» и предлагает называть его «несбалансированным отбором на преобразование плодовитости» (стр. 17). Здесь же он вводит важное понятие о «неизбирательной (indiscriminate) элиминации» и указывает, что именно этот вид элиминации приводит к отбору на изменение плодовитости. На эти представления Гулика непосредственно опирался Шмальгаузен (1939б, стр. 117), разрабатывая учение о формах элиминации в их связи с формами отбора.

Интересен проделанный Гуликом анализ «рефлексивного отбора», т. е. такой формы отбора, которая основана на отношениях друг к другу особей одного и того же вида. Гулик (Gulick, 1905) особо подчеркивает важность этой формы отбора, так как его агентами являются не внешние по отношению к виду силы, а родственные организмы или их группы. Отмечается, что Дарвин слишком большую роль отводил действию внешних по отношению к виду факторов и недооценивал значение внутривидовых противоречий. Вид способен эволюционировать и «без каких-либо изменений во внешней среде» (стр. 33) под воздействием одного рефлексивного отбора. Эту идею Гулика использовали в 30-х годах Гексли и Холден, когда ввели поня-

тие «внутривидового отбора». Они применили его к объяснению эволюции древесных пород в сторону увеличения длины стволов.

Не менее интересно и предложение Гулика о выделении «активного отбора», при котором агентом выступает сам объект отбора— организм, способный изменять способ связи (или число связей) со средою. В отличие от «пассивного отбора», т. е. обычного отбора абиотическими или биотическими агентами, активный отбор «основан на альтернативных способах приспособления к той же самой среде» (стр. 65). По мнению Гулика (с которым следует согласиться), наиболее важные, сильные и постоянно действующие формы отбора обусловлены «не активностью среды (в данном случае — абиотической, — *К. З.*), а активностью организмов» (стр. 152). В зависимости от природы отбирающих агентов Гулик подразделяет отбор на гетерономный (агенты — всевозможные условия среды, находящиеся вне отбираемой системы) и автономный (агенты — те или иные признаки организмов, тип поведения, способы питания и другие особенности самих организмов и их групп).

К гетерономному отбору Гулик относил естественный (в смысле Дарвина) и искусственный отбор, к автономному — как ранее известные формы отбора (половой, органический, в смысле Болдуина, Ллойда Моргана и Осборна), так и новые, им самим выделенные. К последним помимо рефлексивного отбора Гулик относил «объединяющий (conjunctional) отбор», основанный на использовании эффективности надындивидуальных систем (кооперация индивидов посредством координации инстинктов, привычек и т. п.); «родительский отбор», т. е. селекцию на установление координации между строением и поведением родителей и строением, размерами и поведением молодняка, т. е. на установление семейных коадаптаций, которые С. А. Северцов (1936, 1941) назвал конгруэнциями; «доминантный отбор», т. е. внутригрупповую селекцию, основанную на повышении конкурентоспособности (способность превзойти, опередить, победить другие организмы той же группы в достижении необходимых источников жизни). Выделяя различные формы отбора, Гулик не сопоставлял их друг с другом и не пытался както классифицировать их, соподчинив друг другу на основании какой-то логической процедуры. Доминантный от-

бор должен, например, рассматриваться как одна из форм рефлексивного отбора и т. п. Он выделяет еще «оплодотворяющий отбор», т. е. селекцию на приобретение структурных и физиологических адаптаций, обеспечивающих необходимую численность половых зачатков и их наименьшие потери; «измерительный отбор», т. е. селекцию на координацию длины пестиков и пыльцевых трубок и т. п., а также ряд других форм отбора, которые в действительности представляют собою не особые формы отбора, а приобретение конкретных групп адаптаций. Далее Гулик выделяет селекцию на поддержание определенного численного отношения полов в популяции, на координацию половых элементов, на развитие привлекающих самцов органов у самок насекомых и т. п.

В целом попытка Гулика выделить различные формы отбора и расчленить это сложное и до него мало расчлененное явление заслуживает самой высокой оценки. Не случайно именно Гулику принадлежит приоритет в определении и обосновании таких форм элиминации, как неизбирательная, и таких форм отбора, как рефлексивный, активный, гетерономный и автономный. К сожалению, Гулику не удалось осуществить стройной классификации форм отбора.

В книге Гулика разработан также перечень форм изоляции, включающий свыше 30 названий. Так, например, изоляция средой включает: а) пространственную (в свою очередь подразделенную на географическую — миграционную, геологическую и транспортную) и локальную, т. е. ту, которую ныне именуют экологической, или микрогеографической; б) временную, включающую сезонную и циклическую; в) строительную (гнездовая и т. п.).

Может быть, самым существенным вкладом Гулика в классификацию форм естественного отбора было подразделение его на две основные формы: балансированный и небалансированный. Шмальгаузен (1969, стр. 236) считал, что Гулик предвосхитил в этом подразделении такие основные формы отбора, как «стабилизирующий» и «движущий».

Необходимо напомнить также, что в этом труде Гулик впервые ясно ставит вопрос о значении для видообразования случайного обособления небольших групп особей, т. е. рассматривает явление, которое лишь в 30-х годах обра-

тило на себя внимание генетиков и получило названия «феномена С. Райта», «генетико-автоматических процессов» (Дубинин) и «принципа основателя» (Майр). Гулик ясно зафиксировал возможность образования таким путем новых рас моллюсков, поставил и обсудил вопрос об относительной роли случайного обособления и отбора в эволюции. Приоритет Гулика несомненен. Надо датировать начало этой проблемы не 1930—1931 гг. (Райт и Дубинин), а 1905 г. Э. Майр (1968) не уверен в этом, но пишет, что «первым из современных авторов, отнесшим различия между популяциями за счет случайностей, был, кажется, Гулик» (стр. 172).

Объективную оценку исследованиям Гулика можно найти у Шмальгаузена (1939б), который констатирует, что Гулик, «выдвигая изоляцию как основной фактор эволюции, недооценивает значение естественного отбора» (стр. 27), но вместе с тем подчеркивает большое значение его данных по образованию множества изолированных видов и подвидов у ахатинелл для понимания значения экологических причин дивергенции, а также останавливает внимание на правильном решении Гуликом вопроса о ведущем значении в процессе естественного отбора «не столько активности внешней среды, сколько различных форм самого организма, по-разному использующего эту среду» (там же). Шмальгаузен справедливо писал, что «значение изоляции новых форм от скрещивания несомненно преувеличено Гуликом. Не надо забывать, что сам естественный отбор... является фактором, изолирующим новую форму от скрещивания со старой вследствие отмирания последней» (там же). К сожалению, Шмальгаузен не обсудил перечисляемых Гуликом форм отбора, хотя именно здесь вклад этого автора, может быть, являлся наибольшим.

Нет сомнения, что выход книги Гулика, так обогатившей дарвинизм, был одним из самых убедительных доводов, опровергавших утверждение о его гибели.

§ 4. Исследования И. В. Цингера

Применив комбинированный метод, включающий полевые наблюдения, а также посевы на питомниках и в сосудах с различными экспериментальными воздействиями, Цингер выполнил обширные исследования по действию

естественного отбора на образование рас у растений. Результаты этих работ были изложены в двух трудах: «О засоряющих посевы льна видах Camelina и Spergula и их происхождении» (Цингер, 1909) и «Подвиды Alectorolophus major Rchub, живущие в местах, подвергающихся влиянию сельскохозяйственной культуры, и их происхождение путем естественного отбора» (Цингер, 1913). Последнее исследование позднее было дополнено и вышло отдельной книгой (Цингер, 1928).

Тимирязев (1922) считал работы Цингера классическим образцом изучения роли естественного отбора в процессе видообразования: «Цингеру удалось во всех подробностях изучить процесс образования новых видов путем естественного отбора» (стр. 141). Рассматривая «прямые доказательства существования естественного отбора», которые, «строго говоря, стоят на грани между искусственным отбором и естественным», Шмальгаузен (1939б) указывал на «особенно интересные исследования Цингера над растениями» (стр. 15). Вслед за этим Шмальгаузен написал, что «прямых доказательств существования естественного отбора пока еще собрано довольно мало» (там же). Отсюда можно сделать вывод, что даже в конце 30-х годов, по его мнению, данные Цингера еще оставались одними из лучших доказательств, подкрепляющих учение о творческой роли отбора. Парамонов (1945) рассматривал исследования Цингера над видообразованием у погремков (Alectorolophus) в качестве одного из немногих, если не единственного, доказательств «творческого, видообразующего действия естественного отбора» (стр. 293).

Цингер, исследуя специализированные сорняки посевов льна, особенно большую работу провел с рыжиками (виды рода Camelina). Он показал, что исходной группой является C. silvestris Wallz, включающий две дикорастущие расы: степной C. microcarpa и C. pilosa, растущий иногда в качестве сорно-полевой формы. Масличный рыжик (C. glabrata), а также специализированный сорняк льна (C. linicola) произошли от исходного вида путем отбора наиболее скороспелых крупносемянных форм, имеющих склонность меньше ветвиться, а в посевах льна приобретать одностебельную форму и уподобляться основной культуре по ряду других признаков (высота растения, общий его габитус и т. п.). Уподобление семян рыжика се-

менам льна происходит в процессе провеивания, и Е. Н. Синская (1928) высказала мысль, что в этом процессе крупносемянность играет меньшую роль, чем коэффициент парусности семян. Уподобление же ритмов развития и облика сорных растений льну достигается в процессе прополок, выступающих в качестве агентов отбора. Цингер показал, что процесс уподобления сорняков льна основной культуре совершался по многим признакам и что он может быть объяснен только многократным отбором, т. е. накоплением мелких индивидуальных изменений.

Примером экспериментального решения вопроса может служить повторный отбор яровых форм среди растений дикого степного «озимого» вида рыжика C. microcarpa. В питомниках были получены семьи, которые цвели раньше, чем самые ранние формы исходной популяции. Этим методом впервые удалось моделировать процесс появления новых форм, могущих основать новую сезонную расу и новый вид.

Изучая экологические расы большого погремка, Цингер доказал, что исходным типом является раса, заселяющая только не тронутые человеком луга. Она цветет все лето, так как включает несколько форм, различающихся сроками цветения. На лугах, подвергающихся поздним сенокосам, сформировалась рано цветущая раса, выделенная Цингером в подвид A. major ssp. aestivalis. Эта раса, распространенная в областях с малоинтенсивным сельским хозяйством, успевает плодоносить до покосов. Менее распространенными оказались поздняя послеукосная раса (ssp. polycladus) и весенняя раса (ssp. vernalis), более ранняя, чем самые рано цветущие формы исходного типа. Эти расы формировались там, где обычны более ранние покосы. Все эти фенологические расы имели и морфологические отличия (число междоузлий, форма роста куста). Так, Цингер показал, что покосы оказались селективной силой, определившей направление и размеры адаптивной радиации групп. Особенно интересны были результаты изучения подвида погремка, ставшего специализированным сорняком ржи (ssp. apterus). Эта раса приобрела ряд новых адаптаций к специализированным условиям существования. Сроки ее развития совпадают со сроками развития ржи. У семян почти исчезли крыловидные придатки, характерные для всех других форм большого погремка, и по-

этому при провеивании ржи семена сорняка остаются с основной культурой. Эта раса утратила способность к самосеву, так как чашечка не лопается при созревании и коробочка не раскрывается. Семена этой формы высыпаются из коробочек только во время обмолота ржи.

Принципиально важными были доказательства, приведенные Цингером в пользу происхождения путем естественного отбора самой раннецветущей и сорно-полевой рас погремка, так как их признаки были настоящими новообразованиями: было показано, что отбор способен не только сортировать уже имеющиеся в природе формы, но и создавать новые, отличающиеся целым комплексом приспособительных признаков. Цингер детально исследовал проблему образования сезонных рас, впервые поставленную Веттштейном. Последний выдвинул представление о сезонном диморфизме, основанное на том, что многие луговые и полевые виды оказались расчлененными на две формы — летнюю, быстро растущую и цветущую в мае—июне, и осеннюю, цветущую после середины лета.

На примере большого погремка Цингер показал, что сезонный диморфизм — это частный случай дивергентной эволюции. Адаптивная радиация большого погремка привела к обособлению не двух, а нескольких рас, различающихся по срокам цветения и связанным с ними признакам (число междоузлий, форма роста и пр.).

Анализируя эволюцию таких признаков, Цингер показал, что она могла совершаться только путем естественного отбора и приводить к возникновению новых видов.

§ 5. Состояние учения об естественном отборе к концу третьего периода развития эволюционной теории

В течение первых двух десятилетий XX в. шло накопление фактов, укрепляющих селекционизм, но было бы, вероятно, опрометчивым утверждать, что такие данные были обильнее (и что они имели больший вес), чем такие же экспериментальные материалы, на основании которых делались антиселекционистские выводы.

К концу этого периода стало ясно, что простого признания естественного отбора еще недостаточно для сохра-

нения дарвинистских позиций. Практически никто не отрицал существования негативной и поддерживающей функций отбора. Отрицание дарвинизма состояло теперь в отрицании накапливающей, «творческой» деятельности отбора. Учение об эволюции путем естественного отбора объективно еще оставалось на стадии вероятной гипотезы. Самым неясным оставался вопрос о частоте, характере и причинах наблюдающейся в природе наследственной изменчивости. Пока проблема мутагенеза в природных популяциях оставалась почти неизученной, сохраняло свое значение и продолжало быть веским возражение Иоганнсена, основанное на бессилии отбора создать новое в пределах генетически гомогенного материала.

Эту объективную слабость генетической основы селекционизма превосходно подметил Баур (Baur, 1930). Совершенно справедливо он писал, что «селекционная теория гибнет или же процветает в зависимости от того, каковы в природе частота и разнообразие мутаций, таковы ли, чтобы обеспечить эффективный процесс отбора, или же нет» (стр. 343).

Не менее существенным недостатком селекционизма была почти полная неразработанность его экологических основ, отсутствие точных сведений о динамике численности и плотности природных популяций, о фактически существующих факторах элиминации, их характере, интенсивности действия и т. п. Экологические и биоценологические основы учения о естественном отборе только еще начинали формироваться. Математические исследования, экспериментирование на модельных популяциях также еще только зарождались.

Выход эволюционной теории из кризиса был связан в первую очередь с разработкой генетиками вопроса о частоте мутирования в природных популяциях, с открытием их высокой гетерозиготности, с возникновением генетики популяции, с разработкой экологических основ естественного отбора, с осуществлением методически совершенных экспериментов по борьбе за существование и естественному отбору на модельных популяциях, т. е. с исследованиями, предпринятыми в 20—30-х годах. Вместе с тем нельзя сказать, что был совсем неправ Тимирязев (1922), давший после 1917 г. полностью оптимистическую характеристику состояния теории естественного отбора: «Гипотеза, победно отразившая полувековые яростные на-

падки, гипотеза, исполнившая предъявленные ей самые придирчивые требования, гипотеза, открывшая новое необъятное поле для исследования, гипотеза, изменившая коренным образом весь склад биологического знания, переместив его из области описательной в область объяснительную, из сферы наблюдения в сферу опыта, гипотеза, отразившаяся на самых отдаленных областях человеческой мысли, — такая гипотеза, конечно, прошла все искусы и вступила в окончательную фазу прочно установленной научной теории» (стр. 147). Если рассматривать эту характеристику селекционизма с позиций современности, можно сказать, что она содержала совершенно правильный прогноз. Если рассматривать ее как антитезу многочисленным утверждениям о гибели дарвинизма, то она должна быть признана оправданной, так как ее автором был активнейший участник борьбы за дарвинизм, а не историк науки.

При анализе таких сложных и многосторонних научных образований, как теория естественного отбора, чрезвычайно трудно найти момент его перехода от стадии рабочей гипотезы к стадии «прочно установленной паучной теории». Однако ясно — в настоящее время это учение отвечает всем требованиям уже доказанной гипотезы, т. е. действительно прочно заняло положение научной теории. Вместе с тем ее состояние в течение первых двух десятилетий нашего века было далеким от современного. Селекционизм испытывал тогда серьезные затруднения, и дело заключалось не в нападках критиков, а в фактах, известных генетикам того времени, которые ставили под сомнение возможность выполнения отбором главной его эволюционной функции.

Эти затруднения могли быть ликвидированы (и были ликвидированы в действительности) только после подъема генетики и экологии как наук на новую ступень. Только после этого могло быть показано, что в данных, свидетельствующих против селекционизма, было действительно истинным, что явилось следствием несовершенства избранных методик, результатом неправильно поставленного вопроса, ошибочно избранного объекта или даже представляло чистый домысел экспериментаторов.

МЕХАНОЛАМАРКИЗМ

§ 1. Причины распространения механоламаркизма

В первую четверть XX в. именно механоламаркизм получил большое распространение не только во Франции, но и во многих других странах. Как и в прошлом веке, это направление не было однородным. Под знамена механоламаркизма приходили не только антиселекционисты, но и противники автогенетических учений. Многих биологов, разочарованных спекулятивным характером филогенетического направления (с которым нередко ассоциировался и дарвинизм, особенно его геккелевская разновидность), не могла не привлекать мысль механоламаркистских теоретиков о необходимости экспериментального изучения эволюции, о постановке опытов, в которых можно было бы «творить эволюцию». Казалось, что такие возможности в широких масштабах представляет именно механоламаркизм.

Помимо этого, многих он привлекал идеей тесной зависимости эволюционного процесса от внешней среды и выступлениями против автогенетических концепций эволюции. На сторону механоламаркизма переходили в особенно большом числе представители таких отраслей биологии, как экология, биогеография, экспериментальная морфология, геоботаника, в которых влияния внешней среды были предметом непосредственных наблюдений или опытов.

После столкновения дарвинизма с менделизмом и, как казалось, краха теории отбора именно механоламаркизм явился прибежищем для тех биологов, которые придерживались мировоззрения естественнонаучного материализма и искали причины эволюции в действиях внешней среды.

Многие механоламаркисты были убежденными материалистами. Однако это не значит, что механоламаркизм

как концепция материалистически решает вопрос об основах эволюции. Дело в том, что прямое приспособление логически требует признания изначально заданной абсолютной способности организмов к целесообразным перестройкам. А признание такого принципа, как и признание принципа предустановленной гармонии природы, является свидетельством отнюдь не материалистического миропонимания. К механоламаркизму, наконец, склонялись биологи, которые следовали «здравому смыслу» и традиции, веря в наследование приобретенных признаков. Такие биологи часто смешивали генетический антидарвинизм с неодарвинизмом, и поскольку те и другие боролись против учения о наследовании приобретенных признаков, отвергали их, принимая более простую и, как им казалось, более естественную концепцию механоламаркизма. Не случайно, например, что в далеких от биологии кругах русской революционной интеллигенции было распространено убеждение, что неодарвинизм «уступает место» теории неоламаркизма (Сталин, Соч., т. 1, стр. 301). Одно из негативных проявлений кризиса в биологии в данном случае было принято за иллюстрацию применения биологами (ламаркистами) закона диалектики о возникновении качественных изменений из изменений количественных.

Нами уже подчеркивалось, что если общей причиной кризиса эволюционной теории явились противоречия между открытиями в генетике и старыми понятиями о роли наследственной изменчивости в эволюции, то основной формой, в которую он вылился, был антидарвинизм. Поскольку механоламаркизм нередко занимал активные антидарвинистские позиции, его можно рассматривать как одно из главных русел, по которому протекали кризисные явления в теории эволюции. Некоторые ученые даже все содержание кризиса сводили к борьбе вокруг вопроса о наследовании приобретенных признаков. Вот как рассматривал причины кризиса Б. М. Завадовский (1924): «Действительный кризис эволюционного учения... создавался вокруг неразрешенности некоторых основных вопросов, связанных с проблемами, касающимися экспериментального изучения законов изменчивости и наследственности... Это разделяет биологов на два обособленных лагеря — неодарвинистов, подчеркивающих и широко толкующих значение естественного отбора в эволюционном процессе, в противовес механоламаркистам,

которые сужают значение последнего за счет непосредственного влияния среды и вызываемых ею изменений, передающихся по наследству. В противовес ламаркистам неодарвинисты отрицают возможность передачи по наследству благоприобретенных признаков, и именно в этом вопросе, пожалуй, главный центр тяжести всей полемики. Мы находимся в настоящее время как раз в кипящем котле экспериментов и контрэкспериментов..., но пока еще должны признать, что ни одна из воюющих сторон не предоставила решающих доказательств... Мы можем смело сказать, что нужен новый Дарвин, который должен будет охватить единой большой мыслью этот клубок непримиренных фактов и мнений и привести их в единую систему, в единый примиряющий синтез» (стр. 8, 9). В этих ярко сформулированных мыслях нашла свое отражение напряженная дискуссия между дарвинистами и механоламаркистами, которая проходила в те годы в СССР. Надо подчеркнуть, что хотя механоламаркизм и генетический антидарвинизм противоположно решали проблемы механизма наследственной изменчивости, тем не менее они были едины в организмоцентрическом понимании эволюции и в сведении ее к процессам наследственной изменчивости.

§ 2. Критика ламаркизма в книге К. Детто

Нельзя сказать, что ламаркистские взгляды на эволюцию в годы кризиса не подвергались критике. Однако критика, практиковавшаяся генетиками, касалась исключительно вопроса о наследовании приобретенных признаков и проводилась с позиций генетического антидарвинизма.

Критика ламаркизма Тимирязевым может служить примером обсуждения проблемы с позиций дарвинизма (см. главу 11, § 3). Другим примером является книга К. Детто (Detto, 1904) «Теория прямого приспособления и ее значение для решения проблем адаптации и видообразования» с подзаголовком «Попытка методологической критики ламаркистских принципов объяснения ботанических фактов». В этой работе критикуются взгляды многих ламаркистов начиная со Спенсера, Нэгели и Эймера, но в основном обсуждаются ламаркистские воззрения Веттштейна, а также Е. Варминга, Дж. Ст. Генсло,

Э. Страсбургера, С. Швенденера, К. Гебеля и др. Интерес представляют замечания, сделанные Детто в связи с обсуждением вопроса об отношении теории эволюции путем прямого приспособления и ламаркизма. Поскольку ламаркизм вводит понятие о целесообразно действующей причине, т. е. «имманентно-телеологический принцип» (стр. 5), то, как справедливо отмечает Детто, он методологически родствен витализму. Далее он писал, что «ни один из ламаркистов... не дал никакой методологически как-либо проработанной теории прямого приспособления. Если бы такая попытка была бы сделана, она неминуемо привела бы к признанию виталистических основ этого процесса» (стр. 39).

Имманентно-телеологические принципы, составляющие сущность витализма и лежащие в основе ламаркизма, можно только постулировать, а анализировать их естественнонаучными средствами невозможно. Вот в чем причина того, что научные основы теории прямого приспособления не только отсутствуют, но и в принципе не могут быть созданы. В этих суждениях Детто правильно подчеркивается телеологическая основа идеи эволюции путем прямого приспособления. Далее он доказывает, что все части ламаркизма — теория прямого или функционального приспособления и теория о формообразующей роли психического фактора — исходят из того, что организмы обладают способностью целесообразно изменяться соответственно изменению окружающих условий. Иначе говоря, пишет Детто, «все они исходят из той посылки, которая сама должна быть объяснена. Для всех этих теорий основой объяснения является то, что для теории естественного отбора составляет главную проблему» (стр. 68).

Интересно мнение Детто, что принцип наследования приобретенных признаков не является сущностью ламаркизма, а составляет только его предпосылку, к тому же не являющуюся необходимой, так как «способность сразу и прямо порождать необходимое (т. е. целесообразное в данных условиях изменение), как это вытекает из самой сущности теории ламаркизма, должна быть присуща всякому отдельному организму» (стр. 69). Именно в этом, надо полагать, и содержится самый глубокий смысл принципиального организмоцентризма, присущего ламаркистской доктрине эволюции. Отдельный организм сам содержит все необходимое и достаточное для целесообразных

преобразований не только при изменениях уже ранее освоенных, но и при воздействии филогенетически новых условий.

Детто считал очень знаменательным распространение психоламаркизма, так как использование без всякого завуалирования психических факторов в качестве движущих сил эволюционных изменений — это «вполне логичное завершение развития ламаркизма» (стр. 74). Теория прямого приспособления опирается на научно недопустимые предпосылки и поэтому попытки подвести под нее психовиталистический фундамент должны быть признаны вполне резонными: «То, что теория прямого приспособления имеет своей основой идею психофизического взаимодействия непосредственно исходит из утверждений Ламарка и Нэгели, а косвенно из идей Спенсера, развитых им в обоснование принципа функционального приспособления» (стр. 80).

Эта превосходная, глубокая и последовательная критика методологических пороков, присущих теории эволюции путем прямого приспособления, и ламаркизма в целом, к сожалению, прошла мимо многих теоретиков эволюционизма. Другие же эволюционисты, такие как Тимирязев, хотя и положительно отзывались о труде Детто, упоминали о нем лишь вскользь.

Значительное место Детто уделил обсуждению фактов, которые истолковывались в пользу теории прямого приспособления. Все эти данные о «прямом приспособлении» бактерий, грибов и сосудистых растений, относятся к разряду «причинно-физиологических явлений» и не являются примерами появления чего-то филогенетически нового и вместе с тем сразу же целесообразного. Приводимые данные свидетельствуют о «регуляционных эффектах» и об «онтогенетической пластичности», как результатах эволюции, но ничего не говорят о новых преобразованиях, лежащих в основе эволюции.

Детто ввел понятие о «потенциальной широте изменчивости», которое предвосхищало понятие «нормы реакции», введенное Бауром в 1912 г.

Пятая глава его книги посвящена объяснению фактов адаптации с позиции теории естественного отбора. И в этом разделе автор обнаружил качества проницательного теоретика. Он доказывал, что теория естественного отбора должна опираться на мутационную изменчивость.

Естественно, что при этом Детто ссылался на новейшие данные, т. е. на работы де Фриза, Корренса, Иогансена и др. Однако при этом он вводил некоторые важнейшие коррективы, которые не были обобщениями уже известного генетикам, а являлись умозаключениями, вытекающими из хорошего знания природы естественного отбора. Во-первых, он утверждал, что мутации должны вызываться влияниями внешних факторов на зародышевое вещество. Во-вторых, он считал, что «большие скачки», т. е. мутации (в понимании де Фриза), встречаются очень редко, а в эволюции главную роль играют мелкие мутации, способные быть доброкачественным материалом для естественного отбора. И в вопросе о значении мелких мутаций Детто предвосхитил Баура. Правда, он только предполагал, что такие мутации существуют, в то время как последний их открыл и описал. Можно сказать, что эти мысли Детто на новом материале повторяли идеи Дарвина о решающем значении, в качестве материала для отбора, именно мелких наследственных неопределенных изменений и о том, что причиной их возникновения должно быть влияние факторов среды.

Сам факт появления книги Детто, в которой с позиций дарвинизма обсуждались существенные недостатки, присущие теории прямого приспособления и всему ламаркизму в целом, должен рассматриваться как еще одно свидетельство того, что кризис дарвинизма неправильно рассматривать как всеобщий упадок дарвинистской теоретической мысли.

§ 3. Экспериментальный механоламаркизм

Этим термином мы обозначаем направление, пытавшееся подтвердить жоффруистско-ламаркистскую доктрину эволюции путем прямого или функционального приспособления на основе наследования приобретенных признаков. В разбираемую эпоху были поставлены сотни таких экспериментов. Многие из них проводились с целью опровержения данных о «неопределенном» характере наследственной изменчивости. Их авторы считали, что доказательство прямого наследования приспособительных изменений будет опровергать не только менделизм, но и дарвинизм. Часто подобные опыты ставились только для решения чисто генетических споров вокруг возможности

соматической и параллельной индукции, возможности «фиксации» модификаций или «внедрения» в генотип фенотипических изменений, вокруг вызывавшей такие горячие дискуссии «проблемы адекватности». Однако эти генетические споры, как правило, переходили в споры о механизмах эволюции.

В книге Бляхера (1971б) подробно рассмотрены многие из таких опытов, показана их методическая и теоретическая несостоятельность. Это позволяет нам лишь упомянуть о некоторых из них и более подробно рассмотреть работы школы Бонье и эволюционные взгляды теоретика экспериментального механоламаркизма П. Каммерера.

В начале века Штандфус, а также Э. Фишер продолжили опыты с действием пониженных температур на гусениц и куколок бабочки-крапивницы. Эти опыты методически были ошибочными, так как материал генетически не изучался, эксперимент продолжался всего одно поколение и т. п.

В 1902—1910 гг. Пиктэ пытался вызвать наследственные изменения, скармливая гусеницам непарного шелкопряда и других видов насекомых необычные корма (например, не листья дуба или березы, а листья орешника или хвою). В потомстве подопытных бабочек обнаружились изменения размеров, окраски и других признаков. Однако сам автор отметил, что перемена корма увеличивала смертность гусениц и снижала плодовитость, так что результаты могут быть отнесены за счет отбора в гетерозиготном материале.

В 1906—1918 гг. В. Тоуэр проводил опыты по воздействию изменений температуры и влажности на процесс расщепления и доминирования признаков у гибридных форм колорадского жука. В книге «Механизмы эволюции» Тоуэр пытался создать химическую теорию наследственности. Ее основой было признание адекватного изменения наследственности под влиянием внешней среды, если оно осуществлялось во время формирования половых клеток. Менделизм отвергался. Доказывалось, что комбинирование гамет и факторов наследственности не случайно, а зависит от среды и от состава гамет. П. А. Косминский в 1913—1923 гг., Б. Дюркен в 1918—1923 гг. и многие другие в опытах с насекомыми пытались доказать наследования различных онтогенетических изменений.

М. Гайер и Э. Смис в 1918—1924 гг. доказывали, что действием противохрусталиковой сыворотки им удалось вызвать наследование дефектов глаз у кроликов, но, как это часто бывало и впоследствии, проверка этих опытов многими авторами не подтверждала сделанные выводы. Количество опытов на животных и растениях так быстро возрастало, что понадобились сводные работы. Например, уже в 1908 г. вышла книга Г. Генсло «Наследование приобретенных признаков у растений», содержащая сводку данных, в том числе и опытов, проведенных в XX в.

Большое впечатление на современников произвели работы Бонье (Bonnier, 1910) и его ученика Костантена (Costantin, 1901, 1906). Эти авторы продолжили опыты с воздействием среды на растения, начатые в прошлом веке (см. главу 6, § 4). Меняя отдельные факторы среды и целые комплексы условий (полярные, горные и равнинные, подземные, водные, воздушные и т. п.), они получили важные факты, свидетельствовавшие о способности растений к разнообразным модификациям. Не ограничиваясь этим, они утверждали, что располагают доказательствами в пользу доктрины эволюции путем прямого приспособления на основе наследственного фиксирования модификаций. Подводя, например, итоги 30-летних опытов с пересадкой равнинных растений в альпийские условия, Бонье и Костантен подчеркивали, что они «доказали» факт наследования приобретенных «адаптивных изменений» (Costantin, 1906), а этим самым — правильность всей механоламаркистской концепции (Bonnier, 1910). К таким же выводам приходили они и в итоге многих других работ, например с выращиванием нескольких альпийских видов (Saxifraga oppostifolia, Silene acaulis и др.) в павильоне с искусственным освещением (где спектральный состав света был аналогичен полярным районам), с пониженной температурой и соответственно подобранной влажностью воздуха. Анатомическое строение листьев растений, воспитанных в этом павильоне, оказалось близким к строению листьев с о. Шпицберген.

Бонье подчеркивал, что, «изменяя растения действием новых климатических условий или создавая искусственные климатические условия, удалось глубоко изменять их форму, в том числе и наиболее интимные структуры, так, что они приобретали признаки видов растений, ес-

тественно произрастающих в условиях такого климата» (Bonnier, 1910, стр. 347). Как и многие другие механоламаркисты, этот автор не делал различий между фенотипическими и генотипическими изменениями и ошибочно считал, что изменения анатомических признаков, достигнутые направленным воспитанием, — наследственные.

Бонье и Костантен не ограничивались обобщениями экспериментального материала, а выступали с критическими замечаниями в адрес дарвинизма. Они утверждали, что концепция естественного отбора устарела, а потому бездоказательна (Costantin, 1906), что «естественный отбор... является бессильным объяснить происхождение видов и никакие опыты не могут доказать его правильность» (Bonnier, 1910, стр. 268). Главное несовершенство дарвинизма, как думали эти авторы, состоит в том, что необходимым условием образования нового вида он считает огромную длительность процесса. На самом деле эксперименты показывают, что в соответствующих условиях этот процесс совершается в несколько поколений. В связи с этим Бонье с раздражением писал о «ловкости» дарвинистов, доказывающих принципиальную невозможность решать вопросы видообразования на экспериментальной почве.

§ 4. Эволюционные взгляды П. Каммерера

Одним из ярких представителей механоламаркизма был П. Каммерер, опубликовавший в 1904—1926 гг. серию работ, в которых описывались результаты его опытов над жабами-повитухами, саламандрами, ящерицами, протеями, лягушками, асцидиями и др. Пытаясь доказать, что признаки, приобретенные организмами в индивидуальной жизни, передаются по наследству потомству, Каммерер прибегал к методикам многократного ампутирования и регенерации сифонных трубок (асцидии), принудительного изменения места откладки яиц (жаба-повитуха и древесная лягушка), изменения сроков рождения и фазы развития рождающейся молоди (альпийская и пятнистая саламандры), изменения окрасок действием освещения (разные виды моллюсков, земноводных, рептилий) и т. п. Вокруг его опытов велась интенсивная дискуссия. Неоднократно ставились проверочные эксперименты. Например, английский журнал «Природа» в 1923—1926 гг.

опубликовал серию статей, содержащих критику или поддержку его опытов (Бэтсон, Мак-Брайд, Нобль, Пржибрам и др.). Критика экспериментальных работ Каммерера с чисто генетической стороны проводилась неоднократно (см., например: Guyénot, 1930), а недавно ее осуществил Бляхер (1971а). Поэтому здесь целесообразнее рассмотреть некоторые другие вопросы, относящиеся к творчеству Каммерера.

Сам Каммерер не относил себя ни в виталистам, ни к механистам, но в предисловии ко 2-му изданию «Общей биологии» писал, что виталисты причисляют его к механистам, а механисты к виталистам (Kammerer, 1920, стр. XIII). Если оценивать его философские взгляды, то можно сказать, что это был убежденный противник агностицизма («нет ничего недоступного исследованию»; Каммерер, 1925а, стр. 8) и сторонник последовательного естественнонаучного материализма («существование души... — это только пустая и глупая мечта. Теологические и телеологические аргументы в наших глазах не являются доказательствами»; 1925б, стр. 97). Редактор русского перевода книги Каммерера «Смерть и бессмертие» Соболь правильно характеризовал его как «яркого представителя научного материализма» и как «противника мистицизма во всех его проявлениях». Каммерер не соглашался с утверждением Вейсмана об автономности зародышевой плазмы от сомы и считал, что специального вещества наследственности не существует, что «оно идентично с веществом, участвующим в росте и воспроизведении» (1925а, стр. 321). К сожалению, он позволял себе и такие нападки, воинственный и безаппеляционный тон которых говорил скорее о фанатизме, чем о научной осмотрительности автора. Например, Каммерер утверждал, что «учение о зародышевой плазме столь же невероятно, как и мистическое учение о душе» (1927, стр. 152). Встав на путь голословного отрицания принципиальных различий между фенотипическими и генотипическими изменениями, Каммерер был убежден, что «модификация есть незрелая мутация, а мутация — только особенно быстрая и интенсивная модификация» (1925а, стр. 376), т. е. что ненаследственное легко переходит в наследственное путем повторных, более глубоких или онтогенетически более ранних воздействий. Как видно, в этом вопросе его позиция не была оригинальной и повторяла высказыва

ния других механоламаркистов. Мы останавливаемся на разборе взглядов Каммерера подробнее потому, что они не были тривиальны. Большинство биологов, разделявших в XX в. идею наследования приобретенных признаков, вместе с тем поддерживало и теорию эволюции путем прямого или функционального приспособления. Позиция же Каммерера была иной. Он не считал, что возникшие изменения носят обязательно приспособительный характер: «Внешняя среда вызывает появление целесообразных, нейтральных и вредных изменений, а отбор уничтожает вредные изменения» (1927, стр. 159). Большое внимание уделял он проблеме борьбы за существование. Взаимодействия в живой природе очень многообразны, и то, что Дарвин понимал под борьбой за существование, составляет только их часть. Он придавал большое значение явлению «пансимбиоза», которое понимал примерно в смысле «взаимопомощи» (по Кропоткину). Этому вопросу он посвятил целую книгу (Kammerer, 1913), в которую включил и результаты собственных наблюдений. «Соревнование в форме симбиоза, — писал Каммерер, — облегчает существование организмов и позволяет им приобретать не только бесполезные, но даже и вредные признаки» (1925а, стр. 392). Именно наличием «пансимбиотических» отношений он объяснял также развитие и эволюцию признаков, которые являются «образованиями-излишествами» (Luxusbildungen), т. е. «признаков роскоши», в смысле В. Ковалевского.

В решающем же вопросе о функции естественного отбора Каммерер занимал ясно сформулированную позицию, характерную и для генетического антидарвинизма. За отбором он признавал только негативную и сортирующую роль: «Отбор оказывается неприменимым, когда должен дать больше, чем уже существует» (1927, стр. 219). Адаптация и органы «создаются и совершенствуются не жестоким естественным отбором и не одна беспощадная борьба за существование управляет миром. Собственной силой живое существо движется к свету и радости, оставляя все им непригодное могильщикам отбора» (1925а, стр. 416). Любопытно отношение Каммерера к опытам Иоганнсена. Подобно многочисленным сторонникам генетического антидарвинизма, он писал, что эти опыты «дают решающий доказательный материал против творческой действенности отбора» (стр. 406).

Причинами эволюции и в том числе прогресса является не естественный отбор, а изменение обмена веществ в организмах, вызываемое физическими и физиологическими воздействиями, в особенности климатическими и пищевыми условиями. Механизм эволюции состоит в суммации (благодаря наследственности) мелких изменений, возникающих под влиянием внешней среды, которые, таким образом, «ведут в конце концов к преобразованию не только индивидов, но целых рас, видов, родов и бо́льших групп» (1927, стр. 177).

Признавая эволюцию направленным процессом, Каммерер отвергал объяснение направленности сверхъестественными причинами. Однако объяснение прогрессивной направленности эволюции действием климатических и пищевых факторов настолько наивно, что без введения дополнительных принципов в виде особых «сил» и «стремлений» оно по сути дела ничего не объясняло. В итоге вырисовывается весьма непоследовательная позиция Каммерера: отвергая теории эволюции путем прямого или функционального приспособления, различая процессы изменчивости и приспособления и признавая естественный отбор, он открывал себе дорогу к дарвинистскому объяснению причин эволюции. Отрицая же творческую роль отбора, он эту дорогу себе закрыл, а, пытаясь вывести прогресс из суммации наследуемых фенотипических изменений, по существу вернулся к теории эволюции путем прямого или функционального приспособления. Каммерер не был типичным механоламаркистом в вопросах теории эволюции. Вместе с тем в своей экспериментальной работе он стремился получить доказательства в пользу последовательного механоламаркизма.

В заключение рассмотрим вопрос об отношении Каммерера к менделевской генетике. Правила Менделя он считал крупным открытием и пытался сочетать их с принципом наследования приобретенных свойств (1927, стр. 86—93). Твердую позицию занимал он и в толковании отношения менделизма к дарвинизму: «Справедливость требует признать, что менделизм и дарвинизм отнюдь не противоречат друг другу» (стр. 62). Но, рассматривая результаты опытов Тоуэра, он приходит к выводу, что правило доминирования надо дополнять утверждением: «Доминирование изменяется в зависимости от внешней среды» (стр. 93). В итоге Каммерер не соглашается

с ортодоксальными менделистами, которые вместо старого положения о постоянстве вида выдвинули идею неизменности гена. При попытках объяснить данные, приводимые генетиками, особенно касающиеся причин мутации, аргументация Каммерера была откровенно слабой. Например, появление мутантных форм он объяснил следующим образом: «Почему у Моргана в культурах Drosophyla часто появляются бескрылые формы? Потому что содержащиеся в неволе мушки были стеснены в полете» (стр. 158). Надо сказать, что отношение механоламаркистов к генетике не было одинаковым. Например, ле Дантек (Le Dantec, 1909) считал, что все существенные приспособительные признаки появляются путем мелких постепенных преобразований, наследственно закрепляющихся по закону Ламарка, а менделируют лишь «признаки украшения», не имеющие значения для жизни и поэтому изменяющиеся внезапно и изредка. Английский эмбриолог-ламаркист Е. Мак-Брайд считал менделирующие признаки патологическими и не имеющими значения для эволюции, которая, по его мнению, совершается путем прямого приспособления.

§ 5. Механоламаркизм в СССР

В 20-е годы в СССР началось нарастание механоламаркизма. Причины этого сложны и подробное выяснение их выходит за рамки задач данной работы. Поэтому ограничимся лишь очень кратким их перечнем.

Во-первых, на умы негенетиков оказывали воздействие экспериментальные работы (см. § 3), результаты которых подавались в качестве сенсационных открытий. Так, например, Е. С. Смирнов, Ю. М. Вермель и Б. С. Кузин (1924) в «Очерках по теории эволюции» восторженно писали, что опытами Гайера и Смиса «наследственная передача увечий была строго доказана» (стр. 122), опытами Каммерера наличие «соматической индукции было строго доказано» (стр. 119), «результаты опытов Тоуэра вполне доказывают наследование приобретенных признаков» (стр. 97) и т. п. Они подчеркивают, что при таком способе наследования эволюция может осуществляться прямым приспособлением и «принять естественный отбор в качестве объяснения невозможно» (стр. 109).

Другой причиной успеха механоламаркизма было желание многих биологов противостоять генетическому автогенезу. Немало биологов принимало формулу, что «эволюция есть чистый эктогенез» (Смирнов и др., 1924, стр. 197), и на этом основании отвергало не только автогенез, но и дарвинизм. Другие (Слепков, 1925) считали, что «перед каждым исследователем стоит альтернатива: либо признать наследование признаков, приобретаемых под влиянием внешней среды, либо стать на точку зрения автогенеза... По нашему убеждению, признание наследования приобретаемых признаков является краеугольным камнем материалистической биологии» (стр. 118, 119).

Были ученые, которые правильно возражали против сведения эволюции к сумме спонтанных мутаций, но ошибочно считали, что наследственная фиксация онтогенетических адаптаций — это единственная альтернатива мутационизму.

Некоторым биологам, защищавшим механоламаркистские позиции, казалось, что они ведут борьбу за дарвинизм. Так, например, орнитолог П. В. Серебровский (1929) считал, что «механоламаркизм — это ответвление эволюционного учения, которое можно рассматривать как отдельную главу дарвинизма» (стр. 11). Этот автор объявил «войну на два фронта»: против автогенетиков-неодарвинистов (так он называл всех, кто был против наследования приобретенных признаков) и телеологов. Ботаник Б. А. Келлер (1923) был убежден, что если длительные модификации будут поддерживаться много поколений, они перейдут в мутации. Он полагал, что именно в этом проявляется закон перехода количественных изменений в качественные, что учет времени как фактора эволюции (через фиксацию модификаций) придает дарвинизму современный вид.

Следует, наконец, сказать и об ученых, которые поддерживали механоламаркизм по традиции. Например, Комаров в 1901—1925 гг. занимал в общем механоламаркистские позиции (видимо, под влиянием своего учителя Лесгафта). Но он принадлежал к тому значительному крылу материалистически мыслящих биологов, которые боролись не столько против дарвинизма, сколько против автогенеза. Не случайно, что после 1926 г. Комаров переходит на позиции дарвинизма и признает огромное значение данных генетики для теории эволюции.

Естественно, что распространение механоламаркизма в СССР не могло не вызвать сильного сопротивления. В ходе дискуссии были выявлены теоретико-биологические, философские и фактические изъяны механоламаркизма. Считалось, что численность и качество мутаций в природе таковы, что могут служить материалом для отбора (Козо-Полянский, 1925, стр. 47). Указывалось, что признание наследования в форме адекватных фенотипу изменений генотипа неизбежно ведет «к телеологическому взгляду на органическую природу», к признанию «изначальной целесообразности», благодаря которой генотип всегда реагирует так, как это нужно для выживания организма (Агол, 1927, стр. 79). Отмечалась нелогичность «связывания в одно целое учений Ламарка и Дарвина. Ведь передача по наследству приспособительных изменений делает совершенно излишним естественный отбор» (Финкельштейн, 1928, стр. 108). Проводились эксперименты, не подтверждавшие гипотезу наследования приобретенных признаков, такие, например, как опыты Гаевской в 1912—1913 гг., проверявшей данные Шманкевича (см. главу 3, § 6). Все признаки Artemia salina, индуцированные средой, несмотря на сохранение рачков до 10 поколений в измененной среде, оказались только модификациями.

Ряд интересных подробностей о дискуссии 20-х годов вокруг наследования приобретенных признаков приведен Бляхером (1971б, главы 9 и 10), который правильно указал на А. Серебровского и Добжанского как на ученых, сумевших в те годы провести наиболее глубокую и объективную критику механоламаркистской доктрины. Эта критика по существу была уничтожающей, но, как это иногда бывает, ей не было придано того значения, которого она заслуживала.

В 20—30-е годы в СССР осуществлялся имевший огромное научное значение процесс синтеза дарвинизма с генетикой и экологией. Вклад отечественных ученых в развитие эволюционной генетики и эволюционной теории был едва ли не самым весомым. Но одновременно шел и другой процесс, принявший парадоксальную форму «творческого развития дарвинизма», — процесс усиления механоламаркизма.

ИДЕАЛИСТИЧЕСКИЕ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Высоко поднявшаяся в первую четверть XX в. волна антидарвинизма включала в себя не только струи, связанные с оппозицией ранних генетиков и механоламаркистов. Возникло много разнообразных теорий эволюции на идеалистических основах. Некоторые из них были тесно связаны с антидарвинистскими гипотезами XIX в., другие претендовали на новизну и всячески подчеркивали связь с фактами и идеями XX в. Одни из них носили философский характер, другие основывались на биологическом материале и стремились к эмпирическому строю обоснований. Распространение таких теорий было одним из существенных проявлений кризиса эволюционной теории.

§ 1. Психоламаркизм и теория «творческой эволюции»

Одним из самых ярких признаков кризиса эволюционной теории несомненно была вспышка психоламаркистских и психовиталистических идей. Среди психоламаркистов ясностью позиций отличался Франсэ (1908). Он пытался дать оценку современному положению дарвинизма с позиции развиваемой автором теории эволюции с помощью «приспособлений, направляемых суждением». Эта теория была основана на признании «клеточных душ» и «души растений». Эволюция совершается не по законам причинности, а идет в соответствии со свободой воли на основе «силы суждения», действующей формативно и всегда целесообразно. Главный вывод Франсэ состоял в утверждении, что проблему органической целесообразности дарвинизм не разрешил. В другой работе Франсэ писал, что характерная для дарвинизма «аппеляция

к „случаю“ всегда подозрительна» (Франсэ, 1912, стр. 106) и что загадки жизни, целесообразности и эволюции, возможно, решаются предположением, что «жизнь может быть особой, равноценной остальным силам природы, силой, преобразующей первоначальную материю в то нечто, конечная форма которого опять-таки, к сожалению, скрыта от нас облаками нашей собственной ограниченности» (стр. 113). Франсэ констатировал, что «отбор представляет собою в настоящее время занесенное песком и оставленное русло, и река познания прорыла себе новое ложе. Это закрыло доступ энергии к материалистической мельнице, которая была построена на берегу реки отбора» (Франсэ, 1908, стр. 40). Позицию этого автора лучше всего характеризует следующее высказывание: «Природа — это лишь собирательное название для переживаний нашего собственного я» (стр. 70).

Много энергии на возрождение психоламаркизма потратил мюнхенский профессор Паули (Pauly, 1902). Его рассуждения были построены на чисто спекулятивных основах. Возникновение целесообразных приспособлений, как считал Паули, начинается с возникновения психического представления о самом приспособлении и о необходимости его формирования. Далее благодаря усилиям психики, имеющим формативную силу, такие приспособления возникают не в качестве мысленного образа, т. е. не в форме идеи, а уже, так сказать, в «натуре», одним словом, эволюционным процессом управляют идеи в форме темных психических актов, которые у высших животных становятся более «просветленными».

Многим ученым той эпохи казалось, что рухнуло не только здание дарвинизма, но произошел обвал всех материалистических объяснений органической эволюции. Широкое распространение получили различные витали стические и агностические взгляды. Через критику дарвинизма пытались вытеснить из биологии материализм (Fleischman, 1901). Основатель неовитализма Дриш (1915) подчеркивал, что «все биологи, которые остались верными биологическим традициям в материалистическую эпоху, были в то же время противниками дарвинизма» (стр. 159). Под «биологической традицией» Дриш понимал толкование органической целесообразности как изначально существующей формирующей силы, не материальной по своей сущности, но направленной на регулирова-

ние и поддержание целостности материальных живых систем. А. Вагнер (1911) писал, что «мы ничего не можем сказать о природе объектов... материалистическое объяснение эволюции невозможно» (стр. 113).

В 1907 г. французский философ А. Бергсон опубликовал книгу «Творческая эволюция». Она содержала оригинальное учение о развитии, оказавшее известное влияние на эволюционную теорию и на биологию в целом. По мнению Бергсона, главный недостаток всех ранее предложенных биологами и философами (например, Спенсером и Гартманом) теорий эволюции состоит в том, что они отрицают или недооценивают проблему возникновения действительно нового. Все предшествующие теории эволюции стоят на позициях предетерминированности развития, преобладания в нем процессов обнаружения чего-то заранее предопределенного. К ним должны быть отнесены не только дарвинизм, но и все телеологические гипотезы эволюции. Эволюция, по Бергсону (1914), «означает изобретение, творчество форм, непрерывное изготовление абсолютно нового» (стр. 15). В условиях господства идей развития как простого роста, как перекомбинирования постоянных элементов с получением аддитивных образований, как развертывания изначально заданного клубка зачатков — трактовка Бергсоном эволюции как появления действительно нового несомненно содержала прогрессивную тенденцию. Однако столь привлекательная идея в интерпретации Бергсона оказалась уложенной на теологический фундамент. В самом начале начал, т. е. у порога созидания первого импульса к творчеству нового, по Бергсону, стояла активность бога. Иначе говоря, философия Бергсона, содержавшая важный для теории развития рациональный момент в форме идей об активности живых существ и о способности живого к новообразованиям, своими корнями ушла в стародавнюю философию первотолчка. Таким образом, в основе теории творческой эволюции был заложен большой заряд объективного идеализма. Чудо первоначального творчества Бергсон назвал «изначальным порывом». Понятие о «жизненном порыве», в который трансформируется «изначальный порыв» (чистая активность), в интерпретации Бергсона также приобрело сугубо идеалистическую сердцевину. Импульс развития, писал Бергсон, содержится в «сознании или сверхсознании» (стр. 233). Из трех форм существования

живого — «растительного оцепенения, животной жизни, основанной на инстинктах, и жизни разумной», носителем прогресса выступает лишь последняя. Именно в разумной жизни наиболее полно проявились потенции «изначального порыва», а «творческая активность» получила наибольший простор для накопления все новых изобретений.

Саму жизнь Бергсон понимал как деятельную и формативную активность в виталистическом духе. Жизнь есть движение, «прорезывающее материю, высекающее в ней живые существа» (стр. 223). Таким образом, философия жизни и ее развития сводится Бергсоном к старой формуле о победе духа над материей, столь любимой еще Бэром.

Многие биологи и философы так или иначе использовали идею развития как накопления новообразований, происходящего не под воздействием внешних сил, а благодаря внутреннему импульсу — творческой активности живого. Трудно найти теорию эволюции, более противостоящую дарвинизму по основным проблемам — по вопросам о причинах и движущих силах развития, чем «творческую эволюцию». Вместо материальных взаимодействий теория Бергсона основывалась на активности духа (сверхсознания), действия которого на материю всегда создают не только новое, но и сразу гармоничное, целесообразное. В этом основном вопросе учение Бергсона стоит в ряду психовиталистических гипотез эволюции.

§ 2. Антидарвинизм в палеонтологии

Различные антидарвинистские обобщения в эволюционной палеонтологии в начале XX в. получили особенно широкое распространение и пополнились новыми формами. Это лишь в небольшой степени объяснялось влиянием генетического и других новых видов антидарвинизма. В основном его источником были идеи, сложившиеся еще в конце прошлого века. Так, например, О. Иекель (Jaekel, 1902, 1913) применил к палеонтологии идеи ортогенеза, но основой направленной эволюции считал автономные силы активности организма. Адаптации возникают вследствие активных физиологических реакций организмов. Так происходит и видообразование. Возникновение крупных таксонов идет на основе имма-

нентного закона, сходного с принципом совершенствования (Нэгели), но, как писал Иекель, без его прямолинейной направленности (могут быть отклонения, а попятные движения возникают очень часто). Многие даже крупные таксоны возникают вследствие остановок онтогенеза по типу неотении (педоморфозов). Такие эпистазы ведут к образованию регрессивных ортогенетических рядов, инициальная форма которых наиболее совершенна, а последующие члены ряда представляют различные этапы ее недоразвития. Таким образом, взгляды Иекеля представляют собою некоторую комбинацию из частей гипотез Эймера, Копа, Нэгели с некоторыми добавлениями (регрессивные ортогенетические ряды и др.).

Г. Штейнманн (Steinmann, 1908) в книге «Геологические основы теории эволюции» выступил с попыткой модернизировать основные положения учения Ламарка (признание крайнего полифилетизма и параллелизмов, массовой изменчивости особей на больших пространствах, идущей в одном и том же направлении, т. е. ортогенетически, отрицание вымирания видов и т. п.). Восстанавливая в правах Ламарка, этот автор в резкой форме выступал против дарвинизма.

С ламаркистской идеей двух причин эволюции — через «активное самоприспособление» и под прямым влиянием среды — выступил Э. Кокен (Koken, 1902). В речи об «Отношении палеонтологии к биологии» А. Вудворд (Woodward, 1906), поддерживая «американскую традицию» палеонтологии, высказался за необходимость разработки эволюционных идей Копа.

Неоламаркистские идеи в палеонтологии того времени существовали во многих разновидностях, о которых нет необходимости здесь писать подробнее. Теоретические блуждания эволюционной палеонтологии были связаны не только с попытками модернизировать учение Ламарка или же разные направления неоламаркизма. Они были более разнообразны. Приведем несколько примеров.

Ш. Депере (Dépéret, 1907) подчеркивал существование тенденций к увеличению роста (размеров тела) в процессе эволюции филогенетических ветвей. Он опирался на наблюдения, согласно которым животные крупных и гигантских размеров не выступают родоначальниками филогенетических стволов, а являются их конечными членами. «Закон Депере» утверждает, что развитие от мел-

ких предковых форм ко все более крупным потомкам идет как неодолимый процесс и после достижения критического размера (гигантизма), связанного с нарушениями основных пропорций тела, неизбежно наступает вымирание. Этот закон построен на возведении отдельных филогенетических процессов в общую тенденцию. На самом деле лишь меньшинство филогенетических ветвей подчиняется «закону Депере». Кроме того, гигантские размеры тела сами по себе не являются причинами вымирания (как это видно на примере крупных китов, змей, слонов и т. д.). Этот закон выступает частным случаем «закона Копа» об обязательном развитии филогенетических ветвей в сторону узкой специализации, которая якобы неизбежно ведет к их вымиранию. Хотя «закон Депере» и был сформулирован в форме эмпирического правила, по существу он стоит в ряду телеогенетических и даже финалистических обобщений, так как признает существование некоей независимой от материальных взаимодействий внутренней тенденции развития, неотвратимо ведущей каждую филогенетическую ветвь к гибели.

Известный палеобиолог О. Абель (Abel, 1918, 1928) утверждал, что в биологической эволюции, как и в физике, господствует «закон биологической инерции» — сохранение однажды возникшего направления эволюции, будь ли это повышение организации или же крайняя специализация. Прямолинейность эволюции, описываемая ортогенетическими рядами, как считал Абель, является следствием закона биологической инерции. Если в прошлом веке Додерлейн законом инерции объяснял только явление гиперморфной эволюции, а всю адаптивную эволюцию рассматривал как результат естественного отбора, то Абель закону инерции подчиняет уже всю эволюцию. Любая поверхностная аналогия с законами физики считалась в те времена не только уместной, но и достаточной, чтобы заменить «устаревшие» доспехи дарвинизма.

Большим успехом в палеонтологии начинают пользоваться *филогеронтические идеи,* согласно которым виды и другие филогенетические группы имеют такой же заранее обусловленный срок существования, как и индивиды. Филогенетическая группа проходит те же фазы младен-

чества, юности, молодости, зрелости, старения, дряхлости и так же умирает, как и индивид. Отыскивались признаки, якобы свидетельствующие о «стадии жизненного цикла» той или иной филогенетической группы. Сторонники этой теории считали, что, например, у аммонитов закрученная в спираль раковина является признаком молодости или расцвета группы, а полное раскручивание раковины, вплоть до формы ортоцерос, рассматривалось как свидетельство старческой дряхлости группы и предвестник вымирания.

Мысль о вымирании в результате старческого одряхления филогенетических групп перекочевала из работ XIX в. (например, Гайетта). Ее разделяли многие палеонтологи не только первой четверти XX в., но и исследователи более позднего времени. В начале века идеи филогеронтии поддерживали А. Грабау, В. Смит, Р. Беллини, Ш. Депере, У Ланг и другие палеонтологи разных стран, а в более позднее время, основываясь на них, развивали свои эволюционные концепции такие палеонтологи, как К. Бойрлен, О. Булмен, Р. Лёлл и У. Сюинтон. Многие палеонтологи применяли идеи филогеронтии к описанию эволюции отдельных групп. Большинство из них не было теоретиками-эволюционистами, но все они неизменно высказывались против дарвинизма. Для одних филогеронтические рассуждения выступали чуть ли не единственным способом теоретизирования, а суждение по аналогии создавало иллюзию опоры на твердо установленные истины. Для других идеи филогеронтизма были связаны с той или иной теоретической позицией — чаще всего телеологической и финалистической.

В самом конце прошлого века Д. Роза (Rosa, 1899) выступил с концепцией, объясняющей вымирание филогенетических групп их старением, признаком которого объявлялся внутренне обусловленный процесс уменьшения изменчивости. Это было воззрение, близкое идеям филогеронтии. Что же касается неудачно складывающихся противоречий со средою и неуспеха в борьбе за существование, то эти причины вымирания Роза хотя и не отрицал, но считал их второстепенными.

В 1918 г. Роза обосновал новую концепцию эволюции, названную им «ологенезом» (итоговая работа: Rosa, 1931). В качестве движущей силы он выдвинул принцип внутреннего стремления наследственной основы организ-

мов (идиоплазмы) к раздвоению, процессу, подобному делению клеток в онтогенезе. Целостность эволюционного процесса выражается в том, что новые виды, происшедшие от одной ветви разделившейся идиоплазмы, не отличаются друг от друга, даже если они появились на разных участках земной поверхности. Эволюция полностью контролируется внутренними причинами, отбор же только элиминирует те из вновь появившихся филетических ветвей, которые уже с самого начала были предопределены к вымиранию в силу своих внутренних особенностей. Таким образом, концепция ологенеза представляет собою разновидность телеологических учений об эволюции.

Примером мутационистского антидарвинизма в палеонтологии могут служить взгляды Э. Дакке (1915). В статье «Палеонтология, систематика и эволюционное учение» он выступил с теорией эволюции путем внезапного полифилитического возникновения новых, уже изначально высокоспециализированных типов. Теорию естественного отбора Дакке отвергал: «Отбор является даже препятствием для развития более выгодных форм, пока они не выступили на сцене массой, т. е. не возникли внезапно» (стр. 67). Раковина наутилуса эволюировала от прямой формы к загнутой и ко все более закрученной. Такое изменение делало ее менее ломкой, лучше функционирующей гидростатической и защитной системой. Однако эти усовершенствования «совершенно невозможно» объяснить естественным отбором, так как «вся группа должна была бы вымереть как нежизнеспособная раньше, чем началось образование завернутых раковин» (стр. 67). По мнению Дакке, в пользу сальтационного характера эволюции свидетельствует обилие пропусков в палеонтологической летописи, удивительная малочисленность «обобщенных» типов и большая вероятность того, что формы, называемые переходными, вроде археоптерикса, в действительности являются боковыми ветвями. Механизм массовых сальтаций сосредоточен на зародышевых стадиях, а сами скачки всегда носят характер выполнения назревшей «потребности». Какова же их природа — «механистическая, виталистическая или психофизическая» (стр. 72) — пока совершенно неизвестно. Таким образом, хотя этот автор и сохранял по форме научную объективность, по существу он объяснял причины эволюции телеологически.

§ 3. Эволюционные взгляды Г. Осборна

Этот крупный американский палеонтолог-эволюционист не один раз довольно круто менял свои воззрения на причины эволюци. В молодые годы он стоял на позициях неоламаркизма. Затем участвовал в разработке дарвинистской гипотезы «органического отбора». В XX в. он начинает отходить от дарвинизма и пытается создать собственные законы и теории эволюции. Правда, в первое время Осборн еще сохраняет естественный отбор в качестве одного из факторов эволюци. Так, формулируя закон «тетраплазии», Осборн (Osborn, 1907, 1908) утверждал, что эволюция покоится на «нераздельном взаимодействии» четырех факторов: среды, наследственности, онтогении и отбора. Он правильно утверждал, что многие эволюционисты односторонне подчеркивают значение только одного фактора, как например современные генетики, выпячивающие роль наследственности. Но в этот же ряд он поставил и Дарвина, который, по его мнению, излишне подчеркивал только одну роль отбора. Осборн не понял лежащую в основе дарвинизма ясную мысль, что отбор является процессом взаимодействия многих факторов и в том числе среды, наследственности и онтогении. Отбор оказался поставленным в ряд других факторов эволюции (которые на самом деле являются факторами, оказывающими действие на эволюцию через посредство отбора).

Закон тетраплазии Осборн не раз пытался применить к описанию эволюции отдельных групп, например титанотериев. Вступая в противоречие с идеей единства четырех факторов, Осборн утверждал, что в эволюции разных признаков может преобладать влияние какого-нибудь одного фактора. Изменение размеров тела титанотериев в сторону гигантизма и карликовости он приписывал непосредственному действию среды, эволюцию формы их черепа — действию онтогенетических закономерностей, эволюционные же изменения бугорков на зубах — в основном действию наследственности. Воздействием отбора он объяснял эволюцию некоторых признаков костей черепа, связанных с изменениями в питании. Таким образом, при попытке применить закон тетраплазии выявилась декларативность идеи единства и неразрывности

действия четырех факторов. Получалось, что разные признаки одного и того же животного эволюировали под влиянием различных общих законов эволюции (одни — по предписаниям жоффруизма, другие — ламаркизма, третьи — мутационизма и лишь некоторые признаки — дарвинизма).

Эта странная научная конструкция возникла в работах Осборна вполне логично. Испытывая влияние со стороны генетики и наблюдая за проявлением дискретности отдельных признаков в эволюции, Осборн решительно выступил в пользу *мозаичной теории эволюции*. Не существует эволюции целостных организмов, утверждал Осборн. Он критиковал идеи Кювье о корреляциях между признаками и настаивал на том, что признаки эволюируют независимо друг от друга. По его словам, палеонтология не менее веско, чем менделизм, доказывает обособленность эволюции отдельных признаков.

В дальнейшем Осборн перешел к созданию собственных теорий эволюции. В книге «Происхождение и эволюция жизни на основе действий, противодействий и взаимодействий энергии» (Osborn, 1918) он предложил «тетракинетическую теорию эволюции», а значительно позднее — «теорию аристогенеза» (Osborn, 1933, 1934).

Основные идеи тетракинетической теории эволюции можно представить следующим образом. Все прежние теории эволюции, в том числе и Дарвина, строились на морфологической основе. Но эта основа в принципе непригодна и бесплодна. Жизнь и ее эволюция имеют энергетическую сущность. Поэтому к установлению причин эволюции можно успешно подойти только с позиций энергетизма. Жизнь — это новое сочетание уже известных физике видов энергии. Но неорганическая эволюция основана на рассеянии энергии (энтропии), в то время как органическая эволюция — на взаимодействии видов энергии и на целостности такого энергетического сплава. В основе эволюции лежат действие, противодействие и взаимодействие четырех компонентов энергии: 1) энергия неорганической среды; 2) энергия органической среды; 3) энергия развивающегося организма; 4) загадочная энергия наследственной основы, являющаяся фундаментом биологической преемственности и прерывистости.

Главные закономерности эволюции, по Осборну, — адаптивная ее направленность и непрерывность измене-

ний эволюционирующих признаков. В этой работе Осборн решительно выступает против дарвинизма. Эволюционные изменения совершаются в определенных, относительно немногочисленных направлениях, а не большим веером и не случайно, как это полагал Дарвин. Осборн признавал, что значение конвергенций велико, но все же подчеркивал, что основной закономерностью является адаптивная радиация групп. Четыре пятых эволюционных преобразований происходят непрерывно и прямолинейно, но одна пятая — скачкообразно.

В тетракинетической теории эволюции Осборн правильно подчеркивает недостаточность чисто морфологических подходов к проблемам эволюции. Однако противопоставление морфологизма как чего-то полностью устаревшего и бесплодного энергетизму, призванному полностью разрешить все тайны жизни и эволюции, выглядит в работе Осборна скорее как дань моде (энергетизм в физике и в философии), чем как работающий принцип. Как палеонтолог сам Осборн был и остался морфологом, и энергетический подход выступал всего лишь в качестве словесного аксессуара. В тетракинетической теории эволюции естественый отбор был уже вытеснен из числа главных факторов эволюции. Основанием этому послужило то, что отбор не является энергетическим фактором. Вслед за генетиками Осборн стал понимать отбор как фактор лишь негативный, сортирующий. Тем не менее свою гипотезу «органического отбора» он включал в более поздние концепции, хотя по существу она и была им чужда.

В гипотезе «аристогенеза» Осборн сделал попытку объяснения причин прогрессивной (ароморфной) эволюции. В отличие от многих современников он не считал иллюзорным то, что процесс эволюции «имеет тенденцию к улучшению» (Osborn, 1933, стр. 700). Эволюционный прогресс Осборн справедливо рассматривал как главное направление эволюции и в этом отношении его позиция не отличалась, например, от позиции А. Н. Северцова. Существенно отличалась она от дарвинистского объяснения причин прогрессивной эволюции. Еще в более ранних работах Осборн противопоставил эволюцию путем приобретения мелких, но качественно новых и лучших признаков (путем «ректиградаций»), эволюции путем накопления количественных изменений («аллойометрические»

изменения, например изменения пропорцией скелета, размеров отдельных костей и т. п.). Теперь он вместо понятия ректиградаций предложил новое — аристоген, т. е. ген улучшения. Аристогенез — это постепенная, непрерывно длящаяся, прямолинейно направленная и адаптивная эволюция, идущая не только в сторону творчества нового, но и в сторону повышения и улучшения организации. Ее причиной является возникновение и накопление в зародышевом веществе особых «генов прогресса» — аристогенов, вызывающих совершенно новый биохимизм генотипа. Осборн полагал, что признаки, возникшие на основе аристогенов, могут геологически долго оставаться бесполезными главным образом из-за малых размеров («зачаточности»), но затем они вырастают и приобретают адаптивное значение. Переход адаптивно нейтральных первых стадий аристогенеза в адаптациогенез Осборн описывал как процесс, «определенным образом направленный, идущий прямо в сторону будущего приспособления» (Osborn, 1934, стр. 210). Из формулировок Осборна следует, что, наблюдая за эволюцией ретроспективно как палеонтолог, не учитывая множества проб и ошибок, которые делает эволюция на каждом шагу, и игнорируя значение случайности в процессе эволюции, Осборн, по существу, занимал телеологические позиции. Эволюционные построения Осборна очень противоречивы. Например, признавая адаптивную радиацию и прогресс основными путями эволюции, он занимал правильную позицию, но, объясняя их разным действием аристогенов, он вводил в науку чисто спекулятивный принцип. Сам прием создания концепции аристогенеза должен вызвать возражение. Обнаружение сортов генов и изучение их свойств — дело экспериментальной генетики. Осборн же просто придумал особый сорт генов и приписал им свойство быть зачатками признаков прогресса. Как и Нэгели, Осборн оторвал проблему прогрессивной эволюции от проблемы адаптивной эволюции. Правда, он отказывался от родства своих идей с идеей «внутреннего закона совершенствования» и «стремления к прогрессу». Но теоретический фундамент этих концепций близок. Он связан с признанием в качестве основного закона эволюции независимо действующего «особого закона прогресса».

Давно отказавшись от механоламаркизма и отойдя от дарвинизма, Осборн попал в теоретический желоб, который вел его к принятию учения о предетерминированности эволюции (от него оставался шаг до автогенетического телеогенеза), — вел, несмотря на желание опираться только на факты и на большую неприязнь ко всякой мистике и метафизике. Более чем полувековой опыт творчества Осборна в области теории эволюции убедительно показывает, насколько для палеонтолога-эволюциониста опасен и бесплоден путь созидания собственных «оригинальных» концепций эволюции, опирающихся прежде всего на непосредственный опыт исследований в области палеонтологии. Постоянное смешение уже свершившегося (уже пройденной эволюции) с совершающимся в данный момент (с микроэволюционными процессами) и попытки на основании первого судить о втором (а не наоборот) ведут таких теоретиков к отрицанию роли случайности в эволюции. Такая позиция ведет к поддержке ортогенетических и телеологических концепций, к отказу от селекционизма и к конструированию учений, основанных на игнорировании всего неулавливаемого палеонтологическим анализом и на принятии ретроспективных описаний за фундаментальный причинный анализ эволюции.

§ 4. Номогенез и его критика

В этом разделе будут рассмотрены эволюционные воззрения советского биолога Л. С. Берга, опубликовавшего в 1922 г. серию работ, направленных против дарвинизма. Строй аргументации и вся внутренняя логика этих работ заставляют считать их запоздалым проявлением кризиса эволюционной теории. Следует учесть, что основные эволюционные идеи сложились у Берга еще в разгар кризиса и только условия военного времени и годы разрухи не позволили ему опубликовать их раньше.

Взгляды отечественных сторонников номогенеза рассматриваются нами с бо́льшей полнотой, чем аналогичные идеи зарубежных авторов, по двум причинам. Во-первых, номогенез стал базисной книгой для ряда более поздних теорий эволюции, построенных на телеологической основе.

Во-вторых, в последние годы ряд ученых, в том числе и небиологов, как например М. С. Агурский (1970), приходит к выводу, что номогенетическая модель эволюции более приемлема, чем селекционная.

Хотя Берг и пытался придать своим аргументам форму строго эмпирических построений, на самом деле его эволюционные идеи стоят в теснейшей зависимости от общефилософских взглядов и толкований некоторых основных понятий. Поэтому вначале удобнее кратко остановиться именно на этих его взглядах.

В брошюре «Наука, ее содержание, смысл и классификация» Берг (1922 г.) проводит мысль, что наука не должна заниматься исследованием сущности вещей, не должна ставить вопроса о началах таких коренных явлений, как жизнь. Функция науки сводится лишь к классификации вещей. Отдавая дань кантианским принципам, Берг и законы науки трактует лишь как некоторые итоги классификации явлений. Суждения же о сущности вещей он рассматривает как область «метафизики и религии» (стр. 59). Сущность вещей, т. е. не феноменологические, а глубокие законы природы, по Бергу, непознаваемы.

Такова была философская почва, взрастившая идеи номогенеза.

Для позиции Берга было характерно неправильное толкование некоторых основных понятий его теории. Он, например, утверждал, что «устойчивость и развитие (эволюция) есть два взаимно противоположных начала», хотя общеизвестно, что устойчивость является одной из предпосылок развития и входит в развитие как необходимый его момент.

Эволюцию Берг рассматривал как один из видов трансформизма (другой вид — прогресс) и определял ее как «создание нового в процессе истории» (1922а, стр. 6). «Это новое не обязательно должно быть лучше, выше старого, но оно должно включать в себя элемент творчества, т. е. новизны, а не являться лишь одной перекомбинацией старого» (там же). Далее, вступая в противоречие с собою, автор утверждает, что для процесса эволюции «характерно постепенное усовершенствование организации или прогресс» (стр. 15). Противопоставление нового «перекомбинациям старого», сформулированное под влиянием идей Бергсона, уже в то время было анахронизмом, так как вслед за химиками и генетики показали, что

новое может возникать именно в форме комбинирования уже наличных элементов. Например, уже был установлен факт возникновения так называемых «новообразований при скрещиваниях». Слабым пунктом определения Бергом понятия эволюция является отсутствием указания на обязательную связь этого процесса со средою — на приспособительный ее характер.

Одна из серьезных философских ошибок Берга — убеждение, что развитие совершается без участия случайности. Стихийно-диалектическому пониманию взаимоотношения случайного и необходимого, характерного для учения Дарвина, Берг противопоставил тезис, согласно которому ни в онтогенезе, ни в филогенезе совершенно нет места случайностям. Именно эта позиция и явилась отправным пунктом для нападок на дарвинизм и для отрицания самого принципа селекционизма.

В 1922 г. были опубликованы три работы Берга, посвященные эволюционным проблемам: небольшая книжка «Теории эволюции», брошюра «Борьба за существование» и главный труд «Номогенез, или эволюция на основе закономерностей». Основная идея этих работ — ниспровержение дарвинизма и замена его разработанной автором модификацией телеологической доктрины эволюции, основанной на принципах изначальной целесообразности и имманентного стремления живого к совершенству.

В книге «Теория эволюции» Берг задался целью проследить историю селекционизма, раскритиковать эту концепцию и сформулировать собственную теорию эволюции, основанную не на случайностях, а на строгих закономерностях (1922а, стр. 3). Но около половины книги отведено высказываниям философов от Гераклита до Канта, не имеющим отношения к истории селекционизма как биологической концепции. В главе о «новейших эволюционных теориях» Берг доказывает несостоятельность неоламаркизма, мутационизма, гибридогенеза и симбиогенеза. При этом учение Ламарка и неоламаркизм он сводит к принципу упражнения и неупражнения органов и к прямому влиянию климата (стр. 70—75). Пройдя мимо капитального сходства своей теории номогенеза с ламаркистским принципом «стремления к совершенствованию», Берг делает следующее заключение:

«Неоламаркизм ничего не объясняет, если в основу его не положить принимаемый нами принцип *изначальной целесообразности всего живого*» (курсив автора, стр. 73; см. также: 1922б, стр. 10). Критике же селекционизма, объявленной главной задачей книги, посвящено всего 3.5 страницы. Все известное относительно характера действия отбора, утверждает автор, свидетельствует о том, что вопреки мнению Дарвина, он является деятелем не прогрессивным, а консервативным, охраняющим норму и отсекающим все уклонения от нормы как в сторону плюса, так и минуса (1922а, стр. 94, 95).[1] Далее даются ссылки на опыты Крэмптона с куколками шелкопряда, Харриса — с семенами фасоли (прорастают чаще всего семена среднего веса, а более мелкие и более крупные гибнут), Пирсона — над плодовитостью мака в зависимости от размеров головок, на известные опыты Бемпеса, Дженнингса и Иоганнсена, которые доказывают, что «*подбор не в состоянии сместить норму*» (стр. 97).

Рассматривая историю телеологических воззрений на природу, Берг полностью становится на их защиту, критикуя противоположную ей «концепцию агрегата», согласно которой порядок и организация признаются следствием «суммирования случайных отклонений» (стр. 65).

Ведя полемику, Берг неожиданно заявляет, что и дарвинизм, который он до этого называл «теорией случайностей или тихогенезом», на самом деле «представляет собою сплошную телеологию, только вывернутую наизнанку» (стр. 67).

Любопытно отношение Берга к генетическим теориям эволюции. Учение де Фриза он критикует за переоценку роли отбора в сохранении новых видов, но здесь же подчеркивает, что «соображения... о мутационном характере эволюции остаются в силе» (стр. 79), что «теория гетерогенеза... правильно понимает скачкообразное образование новых видов» (стр. 91). Он отвергает и учение Лотси. Оно ошибочно, согласно Бергу, потому что допускает комбинации генов только в пределах одного и того же

[1] Эту мысль Берг многократно варьирует: «Естественный отбор... на самом деле есть... деятель консервативный: он отсекает уклонения как в сторону прогресса, так и в сторону регресса, охраняя норму» (1922а, стр. 15). В «Номогенезе» Берг опирался на слова Коржинского, что отбор — «это есть начало, враждебное эволюции» (1922б, стр. 43).

вида (сингамеона), тогда как надо допускать такую комбинаторику в гораздо более широких пределах, а также потому, что Лотси придает слишком большую роль отбору. Критикуется Бергом и теория симбиогенеза.

Отвергнув все существующие учения об эволюции, он писал: «Раз отбор... вовсе не отбирает „наиболее приспособленные формы", то и мутационная теория, и теория гибридизации, и теория симбиогенеза — все они отпадают! Раз не отбор определяет, чему выжить и чему погибнуть... все вышеупомянутые построения не могут претендовать на значение теорий *эволюции* (курсив автора, — *К. З.*). Эволюция идет поверх их» (стр. 87).

Таким образом, в книге «Теории эволюции» различные концепции эволюции рассматриваются в форме немотивированных оценок, смысл которых заключался в следующем: ни одна из теорий эволюции до сих пор не разъяснила ни одной из основных проблем и это впервые делает гипотеза номогенеза.

Основная книга Берга «Номогенез» (1922б) начинается с утверждения о том, что дарвинизм является тормозом для развития эволюционной теории, которое возможно только «если мы отбросим ложное предположение о борьбе за существование и отборе как факторах прогресса» (стр. XV). По мнению Берга, Дарвин заблуждался прежде всего в основных характеристиках наследственной изменчивости. Она не неопределенна, а определенно направленна и не может поэтому служить материалом для отбора. Кроме того, «количество мутаций ограничено» (стр. 20) и гораздо меньше того, которое необходимо для селекционной теории. И, наконец, мутации представляют собою крупные изменения, сразу создающие новые формы, в то время как Дарвин опирался на суммацию мельчайших изменений. Из всего этого Берг делал вывод, что современная генетика опровергает сами основы дарвинизма. Как видно, Берг опирался на весь набор возражений, характерный для генетического антидарвинизма. Против дарвинизма свидетельствует также факт сложноцелесообразного устройства органов: «Нельзя представить себе, как бы мог функционировать такой сложный орган, как глаз, ухо или мозговой придаток, если бы в них имело место бесконечное количество вариаций, из которых естественному отбору надлежало бы выбирать самое целесообразное. Такой орган ни минуты

не мог бы исполнять своего назначения» (там же).

И, наконец, прямые, экспериментально установленные факты доказывают, что борьба за существование и отбор ведут к переживанию не крайних вариаций, а, напротив, среднего типа, т. е. являются не причинами эволюции, а консервативными факторами, охраняющими уже установившуюся норму, поддерживающими постоянство типа (стр. 42) и способными лишь распределять формы по соответствующим местообитаниям. Эти мысли и составили содержание брошюры Берга (1922в), посвященной проблеме борьбы за существование. Они и были причиной постановки опытов по изучению борьбы за существование на растениях, предпринятых в 20-х годах В. Н. Сукачевым, А. П. Шенниковым, В. Б. Сочава, В. Н. Любименко и др.[2]

Основное содержание теории эволюции, названной Бергом «номогенезом» (в противоположность «тихогенезу», т. е. теории эволюции, основанной на случайностях), сводилось к немногим утверждениям.

Основным законом эволюции признавался «автономический ортогенез». Это — некая имманентная темная сила, способная действовать независимо от среды, всегда целесообразно, направленно в сторону прогресса и с учетом отдаленного будущего. Автономический ортогенез не может быть признан силой, творящей новое, так как, по Бергу, эволюция представляет собою лишь реализацию изначально заданных программ.

По существу этот «закон» ничем не отличается от законов и сил, предложенных телеогенетиками и ортоламаркистами XIX в. Автономический ортогенез — это просто перефраз принципа стремления живого к совершенствованию, принципа целеустремленности и т. п. Различие состоит в том, что Ламарк, Бэр и другие считали эти принципы сотворенными, а Берг — силой неизвестной природы,[3] которая, видимо, должна скрываться где-то в «стереохимических свойствах белков протоплазмы» (1922б, стр. 278). Берг полагал, что эта сила была задана еще при возникновении жизни на Земле;

[2] В 1946 г. Сукачев и Шенников сказали мне в беседе, что побудительной причиной этих опытов явилась именно критика Бергом дарвиновских идей о значении борьбы за существование.

[3] «Почему организмы в общем прогрессируют в своей организации, мы не знаем» (1922б, стр. 280).

раз закон эволюции задан в живом изначально, то сама эволюция в главных своих чертах — это процесс развертывания предсуществующих задатков. Берг не отрицал и действия на ход эволюции внешних географических («хорономических») факторов, но отводил им лишь вторичную и второстепенную роль.

Органическая целесообразность, включая коадаптированность частей организмов, приспособленность их к среде и друг к другу (взаимоприспособления),— изначально задана и причина ее неизвестна, так же как и причина основного закона эволюции — автономического ортогенеза.

Виды возникают внезапно, мутационно, «пароксизмами», и этот процесс охватывает множество особей на территории всего ареала.

Все живое развилось «из многих тысяч первичных форм» (стр. 280), т. е. крайне полифилетично, а в дальнейшем эволюция была подобна «ржаному полю», т. е. множество отдельных филетических линий развивалось параллельно. Основным направлением эволюции является не дивергенция, а конвергенция, или, вернее, параллелизм: сходные формы, как правило, не родственны, а развивались из сходных корней по одним и тем же законам.

Все данные палеонтологии, свидетельствующие о направленности эволюции, служат доказательствами номогенеза. Примерами служит эволюция зубов у млекопитающих, параллельное развитие 4-камерного сердца у млекопитающих, птиц и крокодилов и т. п. В основном Берг опирался на данные, свидетельствующие об эволюции эксцессивных признаков, например гигантизма, и на другие случаи, при истолковании которых «теория полезности» испытывала затруднения. Поскольку Берг отождествлял законы филогенеза и онтогенеза, прямым доказательством номогенеза он считал направленный характер процессов индивидуального развития. К числу доказательств номогенеза он относил и явление филогенетического ускорения, т. е. предварения филогенетических признаков в онтогении. Явление «пророческих признаков» было установлено А. П. Павловым и истолковано им с дарвинистских позиций. Берг же придал ему не только телеологическую, но и мистическую окраску. Раковины фораминифер якобы предваряют раковины головоногих и брюхоногих моллюсков, а молодые личинки клещей и

многоножек, имеющие три пары ног, предваряют взрослых насекомых и т. п. (стр. 61—63). У молодых щенят эскимосских лаек повислые уши — признак, предваряющий, по Бергу, форму ушей у более одомашненных пород собак.

Эта книга Берга была насыщена массой данных, заимствованных из трудов антидарвинистов XIX—XX вв. от палеонтологов до генетиков. «Номогенез», в сущности, является сводкой всех возражений, сделанных дарвинизму, и обобщением разных телеологических и автогенетических концепций. Оригинальным в нем была только композиция данных и талантливое использование разношерстных антидарвинистских идей. Стремление привести максимум аргументов против дарвинизма не раз приводило Берга к столкновению с нормами логики. Опираясь на идеи Бергсона о творческом характере эволюции, Берг, например, не заметил того, что философия «жизненного порыва» основана на признании фундаментом развития изобретений нового, в то время как в основе номогенеза лежит противоположная идея о развитии как о развертывании предсуществующих задатков.

Выступление Берга вызвало почти единодушную критику. Этот взрыв критических выступлений против номогенеза позволяет как бы ощутить особый климат, который существовал в отечественной биологии тех лет. По словам Комарова, такое широкое единомыслие биологов по основным вопросам теории эволюции, которое сложилось в те годы в СССР, явилось следствием более чем полувековых усилий Тимирязева, на дарвинистских трудах которого воспитывалось несколько поколений русских биологов.[4] Тимирязев не дожил до времени борьбы против номогенеза. Но другой выдающийся дарвинист Шимкевич (1928) уже через несколько недель после публикации «Номогенеза» отметил «новую фазу в развитии российского антидарвинизма». Он показал, что «номогенез» является учением, фактически необоснованным, теоретически несостоятельным и эклектичным, что Берг допустил много морфологических ошибок, аргументируя в пользу «закона предварения филогении в онтогении», смешивая конвергенцию с параллелизмами и т. п. Инте-

[4] Из записи моей беседы с Комаровым в Ботаническом институте АН СССР в 1936 г.

ресно указание Шимкевича на то, что концепция Берга состоит из комбинации идей, заимствованных от Ламарка, Бэра, Майварта, Ваагена и других авторов, хотя сам Берг и настаивал на оригинальности идей «номогенеза». В другом выступлении против номогенеза Шимкевич отвергает научность идей Берга об изначальной целесообразности: «Проф. Берг хотя и чурается жизненной силы, а на деле он ее только разменивает на более мелкую монету» (стр. 15). Учение о номогенезе построено «по образцу многих теорий последарвиновского периода: исследователь берет тот способ видообразования, который им лично ближе изучен, и, отметая вовсе или подчиняя ему все прочие, доказывает его исключительное или доминирующее значение. Так возникли теории ортогенеза, миграции, изоляции и т. п. Так возникла и теория номогенеза» (стр. 24).

Вскоре же после выхода в свет работ Берга появилась и небольшая книга Н. А. Иванцова «Факторы эволюции» (1923), в которой была дана глубокая критика номогенеза. Иванцов справедливо доказывал, что само название теории «не соответствует действительности и легко может ввести в заблуждение, заставляя предполагать под закономерностями то, что обыкновенно понимается под этим словом в науке, — закономерности причинного порядка. То, что проповедует Берг, не номогенез в этом смысле, но телеогенез или развитие на основе конечных целей, на основе изначальной целесообразности всего живого» (стр. 25). Разбирая основные постулаты концепции Берга, Иванцов замечает: «Метафизическое предположение положено в самую основу учения... Номогенез, поскольку он является телеогенезом, — а таковым он является в самой своей основе, — есть метафизика и науке с ним делать нечего. Объяснять целесообразность организмов тем, что целесообразность составляет изначальное свойство всего живого, значит, не давать явлениям приспособления никакого научного объяснения» (стр. 29).

Иванцову удалось показать, что концепция Берга содержит много фактических ошибок и логических противоречий. Утверждается, например, что громадное большинство органов идеально приспособлено для выполнения своих функций, но есть признаки бесполезные, возникающие в силу тех же внутренних причин, но «независимо от пользы» (Берг, 1922б, стр. 97). По этому поводу

Иванцов замечает, что утверждение о существовании идеальных приспособлений хотя и логично (так как вытекает из постулата о законе изначальной целесообразности), но фактически ошибочно, а утверждение о существовании бесполезных и вредных признаков хотя и соответствует действительности, но не логично: «почему же в одних случаях эти законы производят идеально целесообразное, в других — нецелесообразное и даже вредное? Это остается у Берга совершенно необъясненным» (Иванцов, 1923, стр. 35).

Далее Иванцов убедительно показывает, что «Берг со своим имманентным свойством совершенствования стоит очень близко к воззрениям Ламарка и виталистов» (стр. 37). Удачно проведена Иванцовым критика идеи Берга о скачкообразном видообразовании. Утверждение Берга, что «творческая сила природы» то дремлет долгое время, то пробуждается, заимствовано у де Фриза, но «чередование периодов покоя с мутационными взрывами не вытекает из основного берговского принципа изначальной целесообразности, не является понятным следствием действующих в организмах физико-химических сил и не может быть подтверждено фактическими данными» (стр. 54).

Иванцов показывает и ряд других внутренних противоречий, присущих построениям Берга. Так, например, естественный отбор то признается им причиной вымирания видов, то значение его отрицается в пользу каких-то таинственных сил, внутренне и заранее предопределяющих гибель вида.

Превосходно написан Иванцовым раздел, посвященный критике отношения Берга к теории естественного отбора. Данные, на которые опирался Берг, доказывают «только то, что при данных условиях естественный отбор отсекает изменения резко уклоняющиеся, сохраняя те, которые соответствуют норме. Это как раз тот результат, который приписывает борьбе за существование Уоллес при неизменяющихся условиях... Против консервативного действия отбора при неизменившихся внешних условиях селекционисту возражать не приходится» (стр. 71). Иванцов подчеркивает, что многие дарвинисты согласны с тем, что поддерживающий норму отбор приводит к стабилизации видов. И, напротив, нет никаких оснований для утверждения о том, что при изменении

условий отбор бессилен сдвинуть норму и преобразовать признаки вида в соответствии с новыми условиями.

В заключение Иванцов проводит сопоставление теорий Дарвина и Берга: «Вся современная биология выросла на почве дарвинизма. Теория Дарвина дала объяснение происхождения видов... и до сих пор сохраняет значение научной и плодотворной... рабочей гипотезы... Теория Берга не объясняет органической целесообразности — она является для нас метафизическим постулатом..., но никакая метафизика никогда значения рабочей гипотезы в науке... не имела; не может иметь этого значения и телеогенез Берга» (стр. 77, 78).

Правилен был общий вывод Иванцова: «Можно быть твердо уверенным, что наука пойдет тем же путем, каким пошел Дарвин в отличие от своих предшественников Ламарка и Бэра, подобно Бергу выставлявших телеологический принцип в эволюции, т. е. пойдет путем опыта и наблюдений» (стр. 79).

В статье А. М. Никольского (1923) убедительно опровергается довод Берга о том, что естественный отбор является фактором, только охраняющим норму и поэтому — тормозящим эволюцию и т. п. В книге «Организм, среда и приспособление» В. И. Талиев (1926) доказывал, что взгляды Берга об изначальной целесообразности являются неовиталистическими (стр. 99) и метафизическими (стр. 100). В докладе 1928 г. «О закономерностях в эволюционном процессе» Талиев критикует Берга за игнорирование роли случайности в эволюции и за отрыв процессов приспособления от процессов структурообразования (Лебедев, 1957). И. Агол (1927) подчеркивал, что номогенез — это «телеологическая атака» на дарвинистскую стихийно-диалектическую разработку проблемы значения случайности в эволюционном процессе. Б. М. Козо-Полянский (Номогенез, 1927) писал о «признаках оживления интереса и даже симпатий к телеологии в эволюционной теории не только за рубежом, но и у нас дома», сославшись, в частности, на статью о номогенезе в Большой Советской Энциклопедии (1-е изд., т. 5), в которой номогенез был квалифицирован лишь как «крайне спорная» теория, а также на тот факт, что 2-й Всесоюзный ботанический съезд (1926 г.) «едва ли не самое торжественное заседание» посвятил теории номогенеза, а в «Трудах по прикладной ботанике и селекции» (т. 14, вып. 5) был

помещен «обновленный пересказ того же учения». Этот автор обратил внимание на успех, которым пользуется номогенез у зарубежных сторонников телеогенеза.

Именно эти критические выступления, а также глубокие дарвинистские традиции среди биологов нашей страны привели к тому, что идеи телеогенеза в СССР не получили заметного распространения. Критически отнеслись к гипотезе номогенеза не только биологи, стоявшие на дарвинистских позициях, но и такой ученый, как Филипченко, положительно относившийся к автогенетическим принципам. Позиция, которую занимал Филипченко (1926), ясно сформулирована им в следующих словах: «Лично мы чрезвычайно сочувствуем... автогенетической точке зрения» Бэра—Берга (стр. 224). Потому-то он и считал, «что книга Берга долго не потеряет своего значения среди других книг по вопросам эволюции» (стр. 229). Однако это «не мешает нам признать» (стр. 226) некоторые идеи Берга малоубедительными и «сомнительными», например аргументацию в пользу принципа предварения признаков, в пользу признания конвергенции и крайнего полифилетизма основными принципами эволюции (стр. 224—226), идею «массового видообразования» и игнорирование явления разнонаправленной мутационной изменчивости: «Берг отрицает всякое эволюционное значение мутаций... При этом упускается из вида, что массовое видообразование есть не более как гипотеза..., а мутации... есть факт, из которого нужно исходить и от которого нельзя просто отмахиваться, если он не гармонирует с другими положениями» (стр. 227).

Автогенез Филипченко основывался на неправильном обобщении данных о «спонтанном» характере мутаций, т. е, это был автогенез генетический, связанный с нежеланием «строить догадки» о причинах мутаций. До экспериментального получения рентгеномутаций (1925—1927 гг.) даже такие последовательные дарвинисты, как А. Н. Северцов (1928), вынуждены были писать, что «конечно, наше отрицание автогенеза не относится к вопросу о мелких наследственных вариациях (мутациях): относительно причин возникновения мутаций мы ничего не знаем и поэтому обыкновенно говорят, что они возникают спонтанно» (стр. 14). Автогенез же Берга был основан на истолкованиях филогенетических доводов, т. е.

опирался не на подлинные факты, а на их произвольную интерпретацию и насильственное обобщение.

Критика номогенеза не утихала с годами. В 1928 г., например, вышел в свет сборник критических статей «Теория номогенеза». Через десятилетие после публикации «Номогенеза» Вавилов (1932) характеризовал идеи, развиваемые в этой работе, как виталистические: «Попытка Берга объяснить явления вымирания организмов помимо внешних причин автономическими причинами, так же как сведение закономерностей в формообразовании к автогенезу, стирает грань между номогенезом и витализмом» (стр. 68). Вавилов считал «весьма мало убедительным в свете известных фактов утверждение Берга о том, что виды происходят сразу путем крупных мутаций, на больших территориях на массах индивидуумов» (там же). Использованный Бергом в качестве аргумента против дарвинизма «закон гомологических рядов», по Вавилову, не только не может быть противопоставлен дарвинизму, но «по существу... подтверждает и развивает его» (стр. 67). Это замечание самого Вавилова очень важно, так как и впоследствии находились биологи, считавшие, что закон гомологических рядов является одной из фактических основ представлений Берга об изначальной заданности и автогенетической природе эволюции.

С критикой номогенеза выступил также А. Н. Северцов (1939). Он отмечал, что целесообразность организации и реакций является следствием эволюции, а не особым принципом, объясняющим специфические особенности процесса органической эволюции. Северцов отвергал положение об изначальной целесообразности как ненаучное. «Сказать, что глаз или ухо позвоночного животного развились потому, что у этих животных была способность под влиянием раздражителей развить глаз или ухо, не значит дать объяснение, а значит отказаться от всякого объяснения» (стр. 100).

§ 5. Другие телеогенетические гипотезы

Д. Н. Соболев в книге «Начала исторической биогенетики» (1924) под «биогенезом» подразумевает процесс эволюции, а науку, изучающую «формы изменений» организмов (стр. 3), предлагает именовать «биогенетикой».

Вначале Соболев пытается подорвать устои дарвинизма: «Число индивидуальных вариаций действительно необычайно велико, но это... не имеет никакого значения для образования новых форм, так как эти уклонения от средней нормы не передаются по наследству. Все, чего в этом направлении удается достичь при помощи отбора, это выделение из смеси форм... элементарных видов и, раз такой вид выделен, отбор оказывается бессильным его изменить» (стр. 37). Как и Берг, Соболев опирается на выводы, сделанные генетическим антидарвинизмом, но не отрицает громадного разнообразия индивидуальной изменчивости (как это сделал Берг), а вслед за генетиками отвергает возможность существования среди этого разнообразия некоторого числа наследуемых изменений.

Далее Соболев заявляет, что «Дарвин в значительной мере пожал там, где не посеял, он приобрел славу эволюциониста, не будучи эволюционистом... дарвинизм... представляет не теорию эволюции или развития связанного целого, а теорию механического сложения независимых органических изменений» (стр. 32). Разъясняя это несколько странное суждение о Дарвине и дарвинизме, Соболев утверждает, что настоящий эволюционизм должен быть основан на преформистской доктрине, в то время как дарвинизм стоит на «точке зрения беспримесного эпигенеза» (там же). Так, нагромождая одно ошибочное утверждение на другое, Соболев приходит к заключению, что оппозиция большинства палеонтологов дарвинизму не случайна, так как факты палеонтологии свидетельствуют в пользу ортогенеза, номогенеза, ламаркизма и катастрофизма.

Соболев считает, что теория биогенеза должна опираться на 4 основных принципа: 1) принцип постоянства органических форм (Линней), 2) принцип эволюции (Ламарк), 3) принцип прерывистости (Кювье), 4) принцип подбора (Дарвин, Уоллес).

Она включает три проблемы: 1) устойчивость или изменчивость?, 2) эволюция или революция?, 3) случай или закон?

В книге Соболева рассматриваются четыре закона биогенеза.

1. Закон наследственности, или сохранения вида (идостазис). «Составом наследственной массы» (стр. 39) оп-

ределяется закономерный (а не случайный) ход развития и механизм новообразований путем скрещиваний. Этот закон составляет базис, на котором развертывается эволюция.

2. Закон эволюции, или органического роста. Хотя Соболев и использует термин Эймера, понимает он его совершенно иначе: «Органический рост автономен и не подвержен действию внешних условий» (стр. 52). «Ни среда, ни отбор не являются факторами или стимулами эволюции» (стр. 53). Органический рост, по Соболеву, более сходен с «силой роста» в учении Копа (на идеи которого Соболев и опирается), т. е. выступает некоей автономической силой, управляющей ортогенезом. Однако, как Нэгели и Берг, Соболев утверждает, что «закон эволюции покоится на физико-химических основах» (стр. 56).

Второй закон биогенеза «аналогичен второму принципу термодинамики, закону роста энтропии, но прямо ему противоположен, так как он обозначает не рассеяние энергии, а ее собирание и повышение работоспособности системы» (стр. 63). Этот закон направлен на «повышение степени оборудованности и усовершенствования орудий, предназначенных для осуществления стремления перевести максимум мировой энергии в организованное состояние» (стр. 62). Соболев не замечает, что констатация существования некоторого ряда явлений еще не заключает в себе установления управляющего им закона. Утверждение о существовании какой-то «силы», стремящейся внести порядок в цепь изменений, — это по меньшей мере тавтологическое объяснение, неотличимое от идеалистических законов целестремительности эволюции, «стремления к прогрессу» или «автономического ортогенеза».

3. Закон необратимости эволюции, или закон биогенетических циклов. Развитие может идти «туда и обратно», т. е. в сторону усложнения организации и в сторону ее упрощения. Этот закон, как был убежден Соболев, опровергает саму основу дарвиновской теории эволюции: «Понятие прогресса и регресса не поддается определению с дарвинистической точки зрения; биологи дарвинистической школы критерием прогресса и регресса склонны считать пользу или вред того или иного изменения

в борьбе за существование. Таким образом... значение данного изменения для субъекта является здесь мерилом прогресса... Короче говоря, с дарвинистической точки зрения термины „прогрессивное" и „регрессивное" развитие никакого определенного смысла иметь не могут» (стр. 95). Далее Соболев утверждал, что «для дарвинизма все направления трансформации должны быть равноценными, так как все они одинаково определяются постепенным накоплением „полезных" приспособлений. Процесс должен идти все время в одном только направлении — к большей приспособленности. А так как у нас нет оснований утверждать, что простейшие организмы хуже приспособлены к условиям своего существования, чем высшие, то мы и не можем считать последние существами более совершенными по сравнению с первыми» (стр. 96). В этих суждениях Соболева есть доля истины. Правильно утверждение о неразработанности в классическом дарвинизме понятия прогресса и о возможных благодаря этому ошибочных толкованиях равноценности между собою любых направлений эволюции. Эта проблема превратилась как бы в заповедник различных идеалистических теорий эволюции (Завадский, 1958). Неясность в отношениях между приспособительной (адаптивной) и прогрессивной (арогенной) эволюцией приводила многих биологов к отрицанию самого явления прогресса или же к отрыву прогрессивной эволюции от приспособительной и к развитию идей о некоем самодовлеющем процессе прогрессивной эволюции. Соболев не отрывал прогресс от приспособления так явно, как Ламарк и Нэгели. Он утверждал даже, что «совершенно автономных, неприспособительных превращений не существует» (Соболев, 1924, стр. 87), но при этом основной закон биогенеза осуществляет не приспособление организмов к среде, а усложнение (прогресс) или упрощение (регресс) организации. А процессам адаптациогенеза Соболев отводит третьестепенное место. Не существует самостоятельной проблемы органической целесообразности, так как приспособление является простым следствием органического роста. В отличие от Берга Соболев не писал о существовании изначальной целесообразности, но эта чудесная способность им подразумева-

ется, так как без нее может ли «органический рост» создавать приспособленность к среде, взаимную приспособленность и целостность организмов, коадаптированность органов?

Таким образом, Соболев, как и Берг, признавал существование независимого от внешних условий закона, управляющего развитием органического мира.

Подобно Бергу Соболев отождествлял законы эволюции с законами онтогенеза. Как филогенетическое, так и онтогенетическое развитие, писал Соболев, «может быть прямым, или прогрессивным, или обратным, или регрессивным» (стр. 94). Неотения может служить примером «обратимых процессов развития. Она может дать начало целому ряду попятных стадий или регрессивных градационных изменений» (стр. 104).

Филипченко правильно усмотрел глубокую связь между взглядами Берга и Соболева, с одной стороны, и Бэра — с другой. Они отождествляли законы эволюции и эмбриогенеза и, обнаружив, что последние представляют собой развертывание предсуществующих программ, приписали такой же тип развития и первым. «Подобно Бергу, а еще раньше Бэру, Соболев развивает мысль, что онтогения не столько повторяет собою филогению, сколько по существу всегда сходна с нею, ибо и то и другое есть развитие, а всякое развитие, как эмбриональное, так и филогенетическое, совершается по одинаковым законам» (Филипченко, 1926, стр. 230).

Развитие каждой филогенетической ветви, по Соболеву, совершается волнообразно или циклически. Каждый цикл имеет три фазы: восхождение, или анабазис, нисхождение, или катабазис, вымирание группы (метабазис). Перед вымиранием ветвь дает начало новому циклу и т. д.

4. Закон прерывистости подчеркивает первичность перерывов непрерывности в переходах от предков к потомкам в палеонтологической летописи. Отсутствие постепенных непрерывных переходов связано не с неполнотой этой летописи, а со скачкообразным характером самих изменений. Даже между крупными типами строения, подчеркивал Соболев, никогда не было никаких переходов. В основе этой прерывистости форм лежит сальтационная изменчивость. В одном месте Соболев (1924), правда, утверждает, что преобразования организмов могут совер-

паться и путем медленного накопления незаметных изменений (стр. 157), но главные шаги эволюции совершаются скачкообразно. Следовательно, Соболев, как и Берг, стоял на позициях неокатастрофизма.

Разъяснив сущность «основных законов биогенеза», он, наконец, делает обобщающее заявление, в котором признает «существование присущего организмам внутреннего закона развития, по которому происходят их изменения во времени. Этот закон эволюции не зависит ни от отбора, ни от прямого действия среды» (стр. 176).

Позиция Соболева, наконец, полностью прояснилась: вслед за Бергом и он признает, что существует закон «автономического ортогенеза». Итак, «теория биогенеза» Соболева, как и теория номогенеза, должна быть квалифицирована как синтез антидарвинизма, проведенный на телеогенетической, т. е. на идеалистической, основе.

Статья А. А. Любищева «Понятие эволюции и кризис эволюционизма» (1925а) посвящена критике дарвинизма и теоретическим соображениям в пользу концепции, которую автор именует «филогенетическим преформизмом».

О кризисе эволюционизма Любищев писал с точки зрения антидарвиниста. Дарвинизм переживает кризис, так как представляет собою эпигенетическую теорию эволюции, в то время как верх одерживает точка зрения преформизма. Дарвинизм, якобы, исключает положение о неравномерности темпов эволюции, в особенности положение о революциях в развитии живого. Эта концепция отвергает момент постоянства форм (статику) и возможность обратимости развития.

Точке зрения «чистого последовательного селекционизма» Любищев (1925а) противопоставляет собственное, как он утверждает, «диалектическое понимание развития» (стр. 149). Позицию селекционизма он выражает в следующих пяти пунктах, которым противостоят соответствующие пункты, отражающие позицию автора:

Селекционизм	*Точка зрения Любищева*
1. Морфология может быть рационально истолкована только при физиологическом освещении.	1. Морфология есть учение о форме, близко стоящее к геометрии и независимое от физиологии.
2. Систематика есть чисто историческая дисциплина.	2. Систематика не есть историческая наука.

3. Только динамический подход имеет право на существование.	3. Наряду с динамическим подходом законен и желателен статический подход.
4. Изменение видов есть чистый эпигенез.	4. Филогенез в значительной степени носит преформационный характер.
5. Превращения организмов идут медленным, равномерным и монотонным путем.	5. Процесс превращения неравномерен: медленные изменения прерываются бурными катастрофами.

На самом деле селекционизм рассматривает биологическую организацию и ее стороны — форму и функцию — прежде всего как адаптацию. Абстрактно-геометрическое рассмотрение формы в биологии признается поэтому недостаточным. Отрыв биологических форм от функции, от истории их образования и от их значения для выживания толкал ученых, как известно из истории науки, к идеалистической морфологии. Любищев ошибочно приписывает селекционизму контрольные и управляющие функции во взаимоотношениях между морфологией и физиологией. Далее, не только селекционизм рассматривает современное состояние живой природы как результат исторического развития. Любой биолог-эволюционист должен использовать исторический метод в своей области. И не только в систематике. Селекционизму неправильно приписывается утверждение, что систематика «чисто» историческая наука. Как и в любой другой науке, в систематике есть тектологические (системно-структурные) аспекты исследования, которые неправильно противопоставлять историческим. Любищев утверждает, что селектогенезу свойственна абсолютизация «динамического» подхода, а тезис о законности также и «статического подхода», который никогда дарвинистами не отвергался, он рассматривает как некое откровение.

Центральной идеей Любищева является утверждение, что эволюционный процесс заранее задан, что многообразие возможностей развития строго ограничено, как это уже известно для онтогенеза. Отсюда делается вывод о необходимости введения понятия «филогенетический

преформизм», которое будто бы более глубоко отражает сущность эволюции. Эта позиция приводит Любищева (1925а) к принятию тезиса о существовании «определенного постоянного закона», в смысле Данилевского, или же к толкованию органической эволюции не как «развития», а как «осуществления» неких заранее заложенных начал, в смысле Соболева (стр. 139). Сопоставление показывает близкое родство взглядов Любищева и Берга. Их объединяет отрицание дарвинизма как теории селектогенеза и как теории развития. Оба автора извращают позицию дарвинизма и приписывают ей «чистый эктогенез». На самом деле теория селектогенеза признает, что предшествующая организация в определенной мере оказывает воздействие на ход последующей эволюции и что это воздействие приводит к некоторому «ограничению многообразия». Наконец, оба автора разделяют идеи филогенетического преформизма и неокатастрофизма. Различие состоит в том, что Любищев эту систему взглядов рассматривал как диалектико-материалистическую интерпретацию законов биологической эволюции. Любопытно, что, критикуя дарвинизм за сохранение им телеологии «в совершенной неприкосновенности» (стр. 143) и даже в «злоупотреблениях телеологией», Любищев не замечает, что выдвигаемые им принципы «филогенетического преформизма» и поддержка идей Данилевского и Соболева о «постоянных внутренних законах развития» являются попыткой защиты телеогенетической концепции эволюции.

В работах Берга, Соболева и Любищева как бы подводился итог многолетним атакам на дарвинизм с позиций телеогенеза, ставших особенно сильными в годы общего кризиса эволюционной теории. В номогенезе был подведен итог развития телеологического эволюционизма не только специально русской его ветви, которая тянулась от Бэра к Данилевскому, Страхову, Коржинскому, Тихомирову и, наконец, к Бергу и Соболеву, но и всех его зарубежных ветвей.

СОСТОЯНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В КОНЦЕ ПЕРВОЙ ЧЕТВЕРТИ XX в.

§ 1. Трудности, стоявшие перед эволюционной теорией. Возражения против теории естественного отбора

Какие же проблемы эволюционной теории оставались к концу рассматриваемого периода нерешенными, вызывали самые большие споры?

Наибольшие затруднения для эволюционной теории, как полагал Плате (1928), вызывались неполнотой геологической летописи, неясностью того, как идет развитие — монофилетически или полифилетически, неизвестностью причин наследственной изменчивости и эволюционного развития и особенно причин повышения организации или эволюционного прогресса (стр. 188—204). Плате возражал против тех, кто «раздувает нерешенные проблемы» (стр. 201) и создает впечатление, что теория эволюции — это всего лишь собрание спекулятивных построений, а не отрасль биологии, имеющая такой же твердый фундамент, как и любая другая ее часть. Приведенный им самим перечень затруднений рисовал мрачную картину неясности, существовавшей во всех основных ее проблемах.

В главе о «современном положении спорных вопросов эволюции» Филипченко (1926) называет главные, еще не решенные проблемы, стоящие перед эволюционной теорией: совершается ли эволюция эктогенетически или автогенетически, каково в ней значение мутаций и гибридизации, какова роль отбора, «достаточно ли известны в настоящее время факторы для объяснения всего хода эволюционного процесса» (стр. 195).

В качестве мнения участника событий приведем еще перечень затруднений, стоявших перед дарвинизмом, и их критику Козо-Полянским (1925).

1. «Дарвинизм требует, чтобы число мутаций было бескопечно велико, так как иначе отбор не имел бы, на

что опереться. Но мутации представляют редкость» (стр. 88). Это соображение Козо-Полянский отводил на том основании, что материал для отбора дает не одна мутационная изменчивость, но и гибридизация, а также симбиогенез; эволюция идет длительно и даже при незначительной интенсивности мутационной изменчивости она может предоставить достаточный материал для отбора; если в настоящее время изменчивость слаба, это не значит, что она была такой раньше (до эпохи антропозоя).

2. Борьба за существование — не прогрессивный, а консервативный фактор, охраняющий норму. Козо-Полянский справедливо замечает, что «правильно, что естественный отбор сохраняет норму. Но неправильно, что он делает это всегда. При перемене условий существования отбор сметает с лица земли одну норму и на ее месте создает новую норму, сохраняя ее до следующих перемен, не далее» (стр. 90).

3. Дарвинизм не в состоянии объяснить причины изменчивости. По Козо-Полянскому, дарвинизм берет это свойство как таковое, рассматривает его как исходный момент и не обязан объяснять его.

4. Дарвинизм рассматривает эволюцию как постепенный процесс и не учитывает скачков, перерывов непрерывности. Козо-Полянский считает, что это затруднение основано на чисто словесных расхождениях (какой размер изменения называть скачком) и что в действительности дарвинизм основан на признании «наряду со скачками и непрерывности» (стр. 94).

Козо-Полянский отводит также обвинения дарвинизма в абсолютизации случайности (но сам при этом ошибочно утверждает, что «случайностей не существует»; там же), в мальтузианстве (справедливо ссылаясь при этом на известную формулировку Энгельса, что Дарвину вовсе не приходило в голову считать, что происхождение идеи борьбы за существование следует искать у Мальтуса), в закостенелости дарвинизма, который после Дарвина якобы не развивался, приняв каноническую форму.

Возможно, что правильнее всего подразделять рассматриваемые затруднения на две группы, обусловленные: а) недостаточностью и б) искажением знаний.

Главные трудности, стоявшие в то время перед эволюционной теорией, были связаны с действительно существующими неясностями в проблеме элементарных факторов

адаптациогенеза и видообразования и в проблеме причин макроэволюции, а в особенности — причин прогресса. Спорность проблемы элементарных факторов эволюции была связана с неизученностью мутагенеза, особенно его интенсивности в природных популяциях, а также рекомбинационных процессов, с точки зрения их способности быть материалом для различных форм естественного отбора. Кроме того, в то время еще не было выяснено относительное значение таких отдельных факторов, как мутации, гибридизация, миграция, изоляция, прямое приспособление в онтогенезе, естественный отбор. Почти неизученным оставался и сам субстрат эволюционных преобразований — географические и экологические расы и местные популяции, их организация и ее значение как самостоятельного фактора эволюции. Большое отрицательное значение имел тот факт, что господство организмоцентрического мышления сохранялось не только у ламаркистов и мутационистов, но и у дарвинистов, тогда как для селекционистов элементарной единицей эволюции может быть только надындивидуальная система, являющаяся полем деятельности естественного отбора. Можно, видимо, присоединиться к мнению Козо-Полянского (1925), который считал, что самым серьезным затруднением эволюционной теории является отсутствие «прямого подтверждения тому, что эволюция осуществлялась действительно посредством естественного отбора» (стр. 85).

Однако различные проявления кризисного состояния эволюционной теории были не только следствием простой недостаточности знаний. Здесь также имели место влияния различных противоречивых сил. Это было давление со стороны генетики. Оно подрывало наивные, но укоренившиеся убеждения в наследовании приобретенных свойств и в накапливающем действии отбора на основе этого наследования. Вместе с этим утверждался факт высокой устойчивости гена в ошибочной, утрированной форме учения о его полном постоянстве и насаждалась идея о существовании «видообразовательной изменчивости», т. е. эволюция сводилась к мутациям. Экспериментальная морфология, экспериментальная эмбриология и экология поставляли данные, казавшиеся прямыми или же косвенными доводами в пользу унаследования онтогенетических адаптаций и эволюции путем прямого приспособления. Палеонтология чаще всего толкала мысль эво-

люционистов к принятию ортогенетических, филогеронтических и телеологических концепций. Систематика воздействовала на эволюционную теорию через различные подходы к решению проблемы реальности вида (см. подробнее: Завадский, 1961, 1968), а также через вопрос о так называемых «видовых признаках», эволюция которых, как казалось многим, идет совершенно иными путями, чем эволюция адаптаций.

Наконец, надо упомянуть о воздействии на эволюционную теорию идей, формировавшихся вне биологии. Так, например, в эволюционную теорию перекочевали некоторые идеи, характерные для кризисного состояния физики того времени: энергетизм, агностицизм.

Нехватка фактов вызывает потребность к обобщениям, опирающимся на общие соображения или же на дедукции, имеющие чисто философский характер. Некоторые ученые заменяли рабочие гипотезы, которые можно подвергнуть проверке, общими спекулятивными построениями, заимствованными из различных, чаще всего идеалистических философских систем.

Здесь целесообразно в самых сжатых чертах показать, насколько сложными в 20-х годах оставались отношения между генетикой и эволюционной теорией и в первую очередь между генетикой и дарвинизмом.

В эти годы наиболее распространенными были тенденции обособления генетики от эволюционной теории и поддержания различных форм генетического антидарвинизма. С другой стороны, еще сохраняли свое значение антигенетические настроения, характерные для многих биологов-негенетиков, занимавших как дарвинистские, так и механоламаркистские позиции. Такие биологи, защищая дарвинизм, «пытались ограничить применение законов Менделя» (Вавилов, 1935, стр. 8). Если же защищались механоламаркистские позиции, то значение данных экспериментальной генетики и вовсе игнорировалось. Вместе с тем критика генетики, даже если она велась с позиций механоламаркизма, содержала и верные положения. Так, например, Е. С. Смирнов с соавторами (1924) писали, что «учение о наследственности, особенно по отношению к теории эволюции, испытывает в настоящий момент некоторый кризис. Он объясняется тем, что лежащая в основе этого учения преформистская тенденция приняла очень крайние формы» (стр. 78). В итоге генетики при-

шли «к убеждению, что все наши данные о наследственности не дают решительно ничего для понимания эволюции. Таким образом, это направление (т. е. менделизм, — *К. З.*) оказалось, по-видимому, малопродуктивным для эволюционной теории» (стр. 78, 79). Продолжали появляться автогенетические гипотезы эволюции, в которых делались попытки сочетать старые телеологические идеи с данными и выводами генетики. Таковы гипотезы аллелогенеза (А. Ляббэ), апогенеза (Г. Пржибрам), аристогенеза (Г. Осборн) и др.

Обсуждая в начале 20-х годов вопрос о связи генетики с эволюционной теорией, такие лидеры генетики старшего поколения, как Иоганнсен и Бэтсон, делали заявления, проникнутые глубоким скептицизмом. Иоганнсен (Johannsen, 1922) подчеркнул, что проблема эволюции не может решаться с помощью менделизма и опытов над мутациями, так как в них исследуются лишь хромосомные аномалии или заболевания, не имеющие никакой ценности для познания нормальных генетических конструкций и их преобразований в природных условиях. Старые описательные методы изучения эволюции не могут подвести нас к причинам событий, экспериментальные же методы генетики опираются на материал, не имеющий ценности для изучения эволюции. В 3-м издании книги Иоганнсена «Элементы точного учения об изменчивости и наследственности» (Johannsen, 1926) были сохранены требования, фигурировавшие в 1-м (1909) и во 2-м (1913) изданиях, исключить из генетики какие бы то ни было «эволюционные спекуляции» и сделать ее «совершенно независимой» от эволюционных идей. Будующую теорию эволюции Иоганнсен предлагал основать только на данных экспериментальной генетики, а не на палеонтологических, сравнительно-морфологических, филогенетиечских, экологических или иных данных, которые объявлялись им поверхностными и т. п.

Если в годы разгара кризиса Бэтсон (Bateson, 1914) утверждал, что серьезное рассмотрение эволюции заставляет признать, что в ее основе лежит развертывание первичного генетического комплекса, содержащего в себе все разнообразие существующего живого мира, то позднее он решительно изменил свое мнение. В речи «Эволюционная вера и новые сомнения» и в статье «Менделизм» он (Bateson, 1922a, 1922b) указывает, что генетика опери-

рует с факторами, имеющими характер «утраты», и что поэтому, сколько бы подобных данных не накоплялось, они не прольют свет на причины видообразования. Утраты не могут служить материалом для видообразования, так как при этом процессе «что-то должно быть прибавлено». Однако мы пока не знаем, какова природа этих «прибавлений», лежащих в основе видообразования»; можно считать, что мы ничего не знаем об эволюции.

Таким образом, оба выдающихся лидера генетики эпохи классического менделизма, хотя и разными путями, но пришли к одной и той же неутешительной мысли, что причины эволюции нам совершенно неизвестны и не существует методов их изучения. В 20-х годах была распространена и иная, более оптимистическая точка зрения, согласно которой причины видообразования уже установлены генетикой. Например, Р. Гессе в книге «Учение о происхождении видов и дарвинизм» (1929) сказал: «Итак, мы можем различать три великих принципа, определяющих видообразование: изменчивость, наследственность и помехи к скрещиваниям, или изоляция. Каждый из них в отдельности значит немного: изменчивость без наследственности изменит вид ненадолго, а изменчивость без изоляции подпадает нивелирующей силе скрещивания, по крайней мере в тех случаях, когда помеси не менделируют» (стр. 132). Как видно, этот автор полагал, что причины эволюции могут быть объяснены чисто генетическими закономерностями и что об естественном отборе нет смысла даже и упоминать.

Подведем теперь итоги всем возражениям, высказанным против теории естественного отбора.

В годы кризиса критика теории естественного отбора стала не только максимально разнообразной, вобрав все возражения, выдвигавшиеся против нее в течение полувека, но и самой острой. Эволюционистам-экспериментаторам и теоретикам предстояло проверить все возражения против теории естественного отбора, сделанные не только современниками, но и биологами прошлого века. Их можно свести к следующим основным пунктам.

1. Отбор не может быть причиной приспособительной эволюции, так как массовая изменчивость сама по себе приспособительна, но не наследственна (основана на модификациях), а наследственная изменчивость — редка,

неприспособительна, и поэтому не может служить материалом для отбора.

2. Эволюция основана на больших мутациях, сразу создающих расы, виды или даже более крупные таксоны, и, таким образом, надобность в дарвиновском механизме видообразования отпадает.

3. Внутривидовые различия, как правило, неадаптивны и поэтому отбору не над чем работать и невозможно накапливать наиболее приспособительные изменения.

4. Приспособление достигается в каждом онтогенезе, а при повторных воздействиях наследуется, так что и без отбора полностью объясняются причины приспособительного характера эволюции.

5. Эволюция есть направленный, идущий по немногим каналам процесс, основанный на закономерно определенной изменчивости, и поэтому селекционная гипотеза, основанная на случайной неопределенной изменчивости, ошибочна.

6. Эволюция — это формирование нового, а естественный отбор только сохраняет уже существующее и является сортирующим агентом односторонне негативного значения, который отсеивает из смеси генотипов предсуществующие в популяции неадаптивные варианты. Отбор не способен создать ничего нового.

7. Часть мутаций — нейтральных и слабовредных в данных условиях — выступает как приспособление к будущему, и естественный отбор не участвует в их формировании, так как они возникают заранее и в готовом виде, т. е. преадаптивно.

8. Приспособления, кажущиеся новыми, предсуществовали ранее, так что эволюция в целом — это развертывание ранее скрытых готовых признаков и реакций. Приспособленность — изначальное свойство живого, а не результат накапливающего действия естественного отбора, роль которого в охране нормы, т. е. отбор — только консервативный фактор.

9. Естественный отбор объясняет только расо- и видообразование, т. е. микроэволюцию, а законы образования новых крупных таксонов, новых органов и новых принципов организации, т. е. законы макроэволюции, еще неизвестны или же являются принципиально иными.

10. Все известные мутации настолько дефектны, что не могут служить материалом для отбора, а адаптивная

изменчивость ненаследственна, так что причины происхождения наиболее приспособленного до сих пор остаются неизвестными.

Самыми существенными из всех этих возражений надо считать указания на неадаптивный характер признаков (внутривидовых различий), наследственная обусловленность которых доказана, на бессилие отбора в чистых линиях и на невозможность внешними факторами вызвать наследственную изменчивость. Но именно эти три самых существенных возражения против теории естественного отбора и были вскоре полностью устранены, а тем самым были уничтожены наиболее важные стимулы, поддерживавшие эволюционную теорию в кризисном состоянии.

§ 2. Эволюционные воззрения Т. Г. Моргана

Здесь будут рассмотрены эволюционные воззрения Моргана 20-х—начала 30-х годов, когда уже были созданы основы хромосомной теории наследственности. Уже в течение многих лет он был лидером экспериментальной генетики и главой большой школы ученых.

Взгляды Моргана на причины эволюции и особенно их изменения представляют большой интерес потому, что они могут служить некоторым образцом, выражающим типичные эволюционные воззрения экспериментальных биологов того времени. В эти годы Морган опубликовал отдельные работы по теории эволюции или же высказывался на эту тему в специальных генетических трудах.

Основным мотивом исканий Моргана в области эволюционной теории было желание отбросить груз спекулятивных и непроверяемых построений и применить к этой отрасли биологии те же способы «чистки авгиевых конюшен», которые в начале века были применены в генетике. Морган стремился внедрить в эволюционную теорию те же методы, которые были характерны для экспериментальной биологии. Вместе с тем было бы неправильно называть его узким эмпириком. Искания Моргана в области эволюционной теории правильнее всего квалифицировать как поиск путей к современному синтезу. Но осуществить его ему не удалось. Своими экспериментально-генетическими исследованиями школа Моргана подвела под этот синтез солидный фундамент, но идея объединения гене-

тики и дарвинизма, возникшая у некоторых генетиков (Серебровский, Четвериков, Баур и др.), так и не была воспринята Морганом. Обсуждение эволюционных взглядов Моргана в особом разделе оправдывается еще и тем, что во многих отечественных публикациях с конца 30-х до 60-х годов термин «морганизм» в качестве составной части «триады» — «вейсманизм—менделизм—морганизм» — употреблялся для отрицательной квалификации экспериментальной генетики и для характеристики «реакционной, метафизической и идеалистической» концепции эволюции.

Рассмотрим вначале взгляды Моргана на узловые проблемы эволюционнй теории, сформулированные в книге 1921 г. о материальных основах наследственности («Структурные основы наследственности», русский перевод — 1924); в книге 1926 г. «Теория гена» (русский перевод — 1927) и в популярной работе «Теория эволюции в современном освещении» (русский перевод — 1926).

Исходным моментом воззрений Моргана (1926) является убеждение в «естественности процессов, лежащих в основе эволюции» (стр. 22), а также в том, что «стремление верить в мистические идеи, всегда скрывающиеся за... выражениями... вроде „врожденный принцип", „жизненное стремление" или „жизненая сила" должно вызывать по меньшей мере сильное подозрение» (1924, стр. 258, 259). Морган выступал против «упорных попыток ввести в эволюционную теорию некоторые мистические направляющие агенты» (стр. 259), которые, по его словам, характерны для последователей Ламарка и Бергсона, постулирующих «врожденную способность» организмов к филогенетическим адаптациям.

Морган хорошо сформулировал тезис о внутренней связи между принятием мистических гипотез и игнорированием их авторами роли случайностей в эволюции. «Считают невозможным, — писал он, — чтобы случай когда-либо мог создать... организм. Уже Дарвин пробовал отразить эти нападки на теорию случая, указывая, что эволюция происходила постепенно и не из хаоса, но что каждая ступень была построена на другой, менее сложной, чем предыдущая. Несмотря на это, до сих пор время от времени предпринимаются упорные попытки ввести в эволюционную теорию некоторые мистические, направляющие агенты» (стр. 259). Мысль Моргана о многосту-

непрерывности переходов, в связи с чем отпадает тезис о случайном возникновении организации из хаоса, как будто специально предназначена не только для критики номогенеза, но и его новейших модификаций, построенных на термодинамических и кибернетических доводах (Завадский и Ермоленко, 1966). Интересно, что, критикуя ортогенез, Морган обращается к палеонтологам с заявлением, позитивная часть которого основана на данных о случайном, т. е. необязательно приспособительном характере мутаций, и на допущении, что выбор и накопление приспособительных вариантов могут быть объяснены естественным отбором: «Палеонтологи в большинстве случаев — сильные приверженцы ортогенеза, основывают свои заключения на фактах прогрессивного развития в определенном ряду... Они забыли при этом только одно, что в настоящее время уже существуют экспериментальные данные, доказывающие, что даже мелкие вариации могут быть следствием мутационных изменений. Если допустить, что при этом возникают некоторые приспособительные преимущества, то указываемые ими факты легко могут быть объяснены естественным отбором даже ничтожных мутационных отклонений» (Морган, 1924, стр. 258). Из этого видно, что Морган не только не ставил на одну доску с дарвинизмом идеалистические теории эволюции, но и, критикуя последние, сам становился на позиции дарвинизма. Однако в других высказываниях (стр. 261) он уже не упоминает об отборе и в качестве причины расообразования упоминает только мутационный процесс.

Отношение Моргана к теории естественного отбора — не простой вопрос. В статье «Т. Г. Морган и проблема естественного отбора» Г. Аллен (Allen, 1968) делает вывод, что отрицательное отношение Моргана к дарвинистскому толкованию функции отбора проистекало из его стремления все проверять экспериментально и не доверять гипотезам, построенным на основе «натуралистических» наблюдений (стр. 138).

Далее нами будут показаны действительные причины сложной позиции, которую занимал Морган в проблеме отбора. В первой половине 20-х годов он не присоединялся к модной среди генетиков антиселекционистской позиции и не сводил эволюцию к мутагенезу. Суть его позиции, видимо, может быть выражена следующими словами:

«Вопрос о роли отбора в эволюции и о формах его проявления все еще остается открытым» (Морган, 1926, стр. 99).

Среди неясностей и даже опасений, которые возникали у Моргана при обсуждении этой проблемы, на первое место мы бы поставили сомнения, связанные с вопросом о «творческой» роли отбора. Морган полагал, что термин «творческий» имеет двойственный смысл. «К термину „творческий", — писал он, — относится такая масса понятий о сверхъестественном и таинственном, что нужно быть чрезвычайно осторожным в определении того значения, которое приписываешь этому обозначению. Если под термином «творческий» понимать создание из ничего, то ученому действительно незачем пытаться отвечать на подобный вопрос; но если под «творческим» процессом понимать создание одного из другого, тогда возникает следующая альтернатива: 1) если бы действительно отбор... обусловливал возникновение новых изменений в том же направлении, что и действие самого отбора,... тогда, конечно, он был бы чем-то творческим..., но нет доказательства, что отбор определяет направление изменчивости; 2) если... под творческим процессом подразумевается выбор определенных сортов особей, создание лучших условий для их размножения и получение этим путем некоторых конечных результатов. Подобный процесс можно назвать творческим. По моему мнению, это и будет надлежащим применением термина „творческий" в механистическом (т. е. в материалистическом, — *К. З.*) смысле» (стр. 100—102).

Итак, Морган был против мистического понимания «творческой роли отбора» в духе философии Бергсона и некоторых эмерджентистов. Ни один дарвинист, разумеется, не толковал отбор как мистическую активность, но тем не менее этим выступлением Морган еще раз демонстрировал свою приверженность к точным определениям понятий, не содержащим в себе никакой двусмысленности.

Морган не мог принять тезис о способности отбора вызывать изменчивость, об усилении изменчивости в направлении отбора, так как справедливо отвергал его механоламаркистскую интерпретацию, и не знал еще о существовании отбора на мутабельность (этот процесс был открыт более чем через десятилетие, но мысль о его возможности высказывалась Холденом еще в 1924 г.; см.: Фельдман, 1971).

В первой половине 20-х годов Морган склонялся к обычной тогда для генетиков трактовке отбора как механизма, элиминирующего непригодные мутантные формы из смеси. Отсутствие знаний об интенсивности мутагенеза в природных условиях и о накоплении в популяциях множества рецессивных мутантных аллелей не давало тогда возможности утвердительно ответить на вопрос о способности отбора осуществлять накапливающую функцию в течение длительного времени, достаточного для наблюдаемых палеонтологами филогенетических преобразований.

И в этом вопросе Морган был склонен больше доверять экспериментам на генетически изученных объектах, чем общим математическим расчетам биометриков, а также данным практиков, добивавшихся отбором ощутимых результатов, но не доказавших, что эти результаты связаны с чем-то большим, чем выделение и перекомбинирование уже существующих линий.

Морган (1924) был убежден, что Иоганнсен «своими замечательными опытами разъяснил ошибку, в которую впадали селекционисты с 1859 по 1903 год» (стр. 196). Селекция может быть эффективной только в гетерогенной популяции и по мере утраты гетерогенности процесс селекции приостанавливается и, наконец, вовсе прекращается. Это подтверждают опыты Дженнингса с отбором инфузорий Paramecium на величину особей в клональных культурах, а также опыты Мак-Доуэлла с отбором добавочных щетинок в 11 поколениях дрозофил (Drosophyla ampelophila), которые показали, что селекция эффективна только в гетерогенных популяциях, а после достижения гомозиготности через 3—4 поколения она совершенно приостанавливается и уже бессильна создать что-либо новое. Исследования более позднего времени только усилили убеждение Моргана в неспособности отбора создавать новое. Он ссылается на работы Е. Иста (East) с отбором внутри клонов картофеля на содержание азота в клубнях. В этих опытах никакого эффекта от отбора как плюс, так и минус вариантов не было обнаружено. Еще большее впечатление на Моргана произвели опыты Эвинга (Ewing) с безрезультатным отбором в 63 партеногенетических поколениях овсяных тлей (Aphis avenae). Отбор велся на длину тела и на длину антенн. Было показано, что эти признаки оказались в значительной зависимости

от температуры (при +18° изменчивость оказалась наименьшей).

Однако, с другой стороны, Морган обсуждает, например, данные Г. Мёллера (H. Muller) с крыловыми мутациями у дрозофилы, согласно которым отбор может быть эффективен во многих поколениях, так как изменчивость признаков определяется совместным действием основных генов и генов-модификаторов. Самое важное, полагает Морган, это существование разнообразных мутантов, некоторые из которых могут служить материалом для отбора. Если таких генов много и их сцепление с другими факторами сложно, то отбор может быть эффективен в ряде поколений, как это было показано с мутацией «вырезанные крылья» (крайнее фенотипическое ее проявление — остаток крыла в виде маленького обрубка). Действие отбора, согласно Моргану (1926), сводится не к образованию и усилению способности «повторно мутировать в том же направлении» (стр. 100), а в увеличении численности полезных мутантов.

Во всех работах этого времени Морган отмечает возможность важной роли отбора мутантов по генам-модификаторам, число которых велико, а фенотипическое проявление отвечает требованиям «мелких неопределенных индивидуальных изменений», которые, по Дарвину, и составляют материал для деятельности отбора. Важность отбора по генам-модификаторам отмечалась, например, Морганом во время критического обсуждения опытов В. Кастла (Castle, 1915, 1916 и др.) с отбором на окраску у капюшоновидных крыс. С другой стороны, в работах Моргана 20-х годов можно найти не только критику дарвинизма за дополнение селекционного принципа чуждым ему принципом наследования приобретенных признаков, но и соображения в пользу тривиальной раннегенетической концепции, сводящей роль отбора к сортировке материала. В «Теории гена» Морган подверг критике выводы В. Кастла о способности отбора воздействовать на наследственные единицы и изменять их направленно (в сторону действия самого отбора) и о необходимости вернуться к строго дарвиновскому толкованию отбора как накапливающей полезные изменения силы эволюции. Морган (1927) писал, что «Дарвин твердо верил в теорию Ламарка о наследовании приобретенных признаков. Он без колебания прибегал к ней всякий раз, как его теория естественного отбора ока-

зывалась в затруднении... Хотя сам Дарвин и не соединял кажется, воедино эти две теории..., но было бы логично для всякого, кто так думает, ... считать, что всякий раз, как отбирается более приспособленный тип, его гаметы подвергаются воздействию направленно измененных пангенов, т. е. изменяются в направлении подбираемого признака... Другими словами, подбор вызвал бы дальнейшие продвижения вперед, в том направлении, в котором он действовал раньше»[1] (стр. 258).

Таким образом, Морган полагал, что функции, приписываемые отбору Дарвином, могли бы иметь место в действительности, если бы этот процесс накладывался на ламаркистски организованную наследственную изменчивость. Непоследовательной позиции Дарвина, которая объяснялась незнанием законов наследственной изменчивости, Морган противопоставляет иную позицию: «В настоящее время мы считаем, что... отбор не может заставить группу (вид) выйти за пределы уже существующих в природе крайних вариаций Осуществление постоянного движения вперед становится возможным только путем появления новой мутации в гене или путем массового изменения в группе старых генов. Это заключение является не только логическим выводом из теории постоянства (устойчивости) гена, но основывается и на многочисленных наблюдениях, показывающих, что всякий раз, как популяция подвергается отбору после начальной фазы довольно быстрых изменений, наступает замедление и, наконец, полное прекращение изменений» (стр. 258, 259).

По Т. Г. Моргану (1926), «эволюция заключается главным образом в появлении новых факторов, воздействовавших на уже существующие признаки. Такая точка зрения рисует нам процесс эволюции в несколько ином виде, чем старое учение о яростной борьбе между особями с выживанием наиболее приспособленных и гибелью наименее приспособленных. Центром тяжести является не столько соперничество между особями вида (ибо гибель менее приспособленных не ведет сама по себе к созданию чего-либо нового), сколько появление новых и изменяемость старых признаков; они укрепляются в расе и от них зависит эволюция последней» (стр. 48).

[1] Эта и некоторые другие цитаты из работ Моргана приведены по их русским изданиям с некоторыми редакционными поправками, внесенными на основании знакомства с подлинниками.

Подводя итог, следует подчеркнуть двойственность позиции Моргана в эволюционных вопросах. С одной стороны, он решительно критиковал телеологические учения о направленной эволюции за мистицизм и использование ненаучных принципов и противопоставлял им дарвиновское учение о случайном характере изменчивости и об отборе. С другой же стороны, он признавал лишь сортирующую функцию отбора и в толковании отбора не выходил за рамки раннегенетического негативизма.

Вопросам эволюции был посвящен заключительный раздел доклада Моргана о развитии генетики на Международном генетическом конгрессе в 1932 г.

В начале века, сказал он (Морган, 1933), когда генетика была еще молода, многим казалось, что «точные результаты новых методов могут быть лишь плачевно скомпрометированы эволюционным учением, которое, имея дело с исторической проблемой, было в значительной мере спекулятивным» (стр. 159). Этим он объяснял причину того, что многие генетики избегали эволюционных проблем. Мы уже отмечали, что склонность некоторых ранних генетиков к противопоставлению «точной экспериментальной генетики» «спекулятивному описательному эволюционизму» привела их к разработке крайне спекулятивных гипотез эволюции. В какой-то степени не избежал этого «грехопадения» в ранних работах и сам Морган.

Из речи 1932 г. ясно, что и спустя треть века Моргану была чужда идея единства генетики и дарвинизма, которую в те времена более или менее ясно проводили уже многие ученые. Оратор даже не счел нужным упомянуть о проблеме отбора, хотя и указал, что изучением мутаций «генетика сделала очень важный вклад в эволюционное учение» (там же). Если в столь ответственном выступлении Морган не упомянул о необходимости изучения связей между мутационным процессом и отбором, значит, он считал это несущественным. Морган призывал генетиков в вопросах эволюции «соблюдать осторожность», считая именно эту позицию «самой мудрой» (там же). На самом же деле он уже не мог уследить за развитием новых направлений — математических и экспериментальных ветвей эволюционной (популяционной) генетики, знаменем которой стал союз генетики с дарвинизмом. Вместе с тем в этом разделе его речи содержалось и ясно сформу-

лированное осуждение идеалистических теорий эволюции. Он высказался как против телеологических гипотез, так и против «апелляции к мистицизму», которые находятся, по его убеждению, за «пределами науки» (там же).

В 20-х годах многие биологи высказывали сомнения в том, являются ли мутации, изучаемые генетиками, доброкачественным материалом для эволюции, так как среди них преобладают изменения, ведущие к образованию аберрантных форм и леталей. Морган указывает, что с такими воззрениями выступают не генетики, так как последние знают из множества опытов, что наследование «дикого типа» вида в природных условиях подчиняется тем же законам, что и отношения между «нормой» и мутантной формой в опытах.

Позднее Морган (1936) указывал на то, что большинство мутантов не лучше исходной формы, что зародышевое вещество «более склонно регрессировать, чем прогрессировать» (стр. 114) и что «подавляющее большинство новых мутантов рецессивно по отношению к дикому типу» (стр. 115). На этом основании критики мутационной теории утверждают, что «мутанты не могут представить материал для прогрессивной эволюции» (стр. 114). Сам Морган считал, что степень приспособленности диких типов очень высока и поэтому велика вероятность того, что «почти всякое случайное изменение будет менее приспособленным» (там же). Однако, продолжал он, все говорит в пользу того, что признаки самих диких типов возникли путем мутаций. Известно, в частности, что многие разновидности диких видов отличаются друг от друга одним мутационным признаком.

В конце жизни Морган опубликовал книгу под заглавием «Научные основы эволюции», названную в русском переводе Г. Д. и Г. С. Карпеченко «Экспериментальные основы эволюции» (1936). В предисловии в качестве главной задачи науки Морган выдвигает следующее положение: «С помощью эксперимента ... освободить теорию эволюции от туманно спекулятивных путей ее недавнего прошлого» (стр. VII).

По основным проблемам Морган сохранил позиции 20-х годов. Так, подводя итоги рассмотрению цитологических основ наследственности, закономерностей менделевской наследственности и распределения генов по хромосомам, проблем изменчивости и искусственного отбора,

приспособления и естественного отбора, Морган (1936) сделал следующие выводы.

1. Одна из основных идей дарвиновской теории — представление о том, что «процесс изменения идет беспредельно в направлении отбора, является еще нерешенным вопросом» (стр. 105), а «положение, что при отборе наиболее крайних вариантов популяции ближайшее поколение будет изменяться в том же направлении далее, известно теперь как ложное» (там же).

2. Отсюда следует, что «естественный отбор неспособен осуществлять эволюцию» (стр. 106), если мутационный процесс не будет доставлять ему «материал для настоящих прогрессивных изменений» (там же).

3. «Даже без естественного отбора эволюция могла бы иметь место» (там же), так как действительно новое создается только мутациями. Отсюда следует, что «естественный отбор не играет созидающей роли в эволюции» (там же).

4. Хотя теория Дарвина и не оправдывается перед лицом новейших данных генетики, следует признать ее огромные заслуги в прошлом.

В основном следует согласиться с Н. П. Дубининым (1968), что «с позиций хромосомной теории и теории мутаций Т. Морган отрицал значение дарвиновского естественного отбора» (стр. 12), хотя надо подчеркнуть, что это отрицание было совсем иным, чем у представителей генетического антидарвинизма. Новые же веяния, связанные с развитием генетики популяций, с математической теорией естественного отбора, с исследованием мелких физиологических мутаций и т. п., только частично были приведены Морганом в приложении к книге (глава 13) и уже не повлияли на его эволюционные воззрения.

Однако в конце жизни позиция Моргана по ряду существенных, но частных вопросов все же изменилась. Так, например, он писал (1936), что мутационные перестройки «отвечают требованиям теории Дарвина, по которой изменения должны быть случайными и наследственными» (стр. 89). Отказался Морган и от своего утверждения 20-х годов, что отбор не может влиять на мутационный процесс. Ссылаясь на работу М. Демерека с геном miniature у Drosophyla viridis, Морган подчеркивает, что отбором легко можно воздействовать на степень и характер мутабильности.

§ 3. Первые шаги к синтезу генетики и дарвинизма

Ранее мы приводили высказывания разных биологов, относящиеся к первой четверти нашего века, в которых констатировалось уничтожение и гибель дарвинизма. Если они принадлежали противникам дарвинизма, их необъективность объяснима и в известной мере даже оправдана. Но подобные высказывания историков науки, таких как Радль и Норденшельд, свидетельствуют о том, что в периоды кризисов развития науки, в разгар борьбы между противоположными теоретическими тенденциями опасно выдавать за самую перспективную ту тенденцию, которая привлекает наибольшее внимание и имеет много сторонников.

Для правильной характеристики состояния науки в данный момент надо знать ее ближайшее будущее, т. е. располагать более или менее точным, хотя бы краткосрочным прогнозом ее развития. Загляни Радль и Норденшельд в это будущее, и слова об уничтожении и гибели дарвинизма не были бы ими произнесены. Они, вероятно, констатировали бы кризисное состояние дарвинизма и возникновение противоречий между ним и данными генетики, но не упустили бы из вида ни существование исследований естественного отбора, ни аргументацию, приводимую в пользу дарвинистского толкования причин эволюции.

Настоящий фронтальный синтез генетики и дарвинизма начал осуществляться много позднее, с конца 30-х — начала 40-х годов, и описание этого процесса далеко выходит за временны́е рамки нашей работы. В первой же половине и в середине 20-х годов проводились исследования, которыми закладывались лишь отдельные кирпичи для здания будущего синтеза.

Начало движения к синтезу генетики и дарвинизма в 20-е годы, как правило, связывается с именем С. С. Четверикова. В его статье «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926) было показано, что природные популяции дрозофилы насыщены разнообразными рецессивными мутациями и включают с помощью отбора в свой состав все новые и новые мутации. Это открытие позволило снять одно из существенных возражений дарвинизму — тезис о нехватке материала для работы отбора. Оказалось, что отбор имеет дело не только с ныне возникающими мутациями, но и

с огромным их фондом, издавна накопленным в популяции. Теперь на очередь выдвигались такие вопросы, как причины эволюции мутаций в сторону все более выраженных рецессивов и условия, при которых они вновь могут действовать на фенотип, т. е. становятся доступными отбору.

Ф. Добжанский (Dobzhansky, 1965, стр. 207) в статье «Менделизм, дарвинизм и эволюционизм» писал, что «в 1926 г. Четвериков создал контуры того, что стали называть биологической, или синтетической, теорией эволюции». Позднее (Dobzhansky, Boesiger, 1968, стр. 61) инициатором идеи синтеза генетики и дарвинизма вновь был назван один Четвериков. Н. П. Дубинин (1966, 1968, стр. 32) пишет, что глубокий синтез дарвинизма и генетики был начат статьей Четверикова, не упоминая в этой связи других авторов. М. Адамс (Adams, 1968) также считает, что «в статье Четверикова был впервые перекинут мост между менделизмом и дарвинизмом» (стр. 24).

Однако, как бы ни была велика роль работы Четверикова в ликвидации конфронтации генетики и дарвинизма, неправильно приписывать исключительно ей то, что в действительности было выполнено рядом работ многих биологов. Это нисколько не умаляет роль Четверикова. Она была очень велика. Но изучение соответствующих материалов показывает, что в 20-е годы существовало несколько разных направлений работ в генетике, также среди биологов-негенетиков, так или иначе служивших объединению менделевской генетики и дарвинизма.

В освещении интересующего нас вопроса существуют и ошибки совсем иного характера. Они заключаются в том, что заслуги в осуществлении синтеза генетики и дарвинизма приписываются тем ученым, которые на самом деле их не имеют. Например, Сковроп (1965) утверждает, что Морган «был одним из первых, кто пытался при помощи данных генетики поддержать теорию отбора Дарвина» (стр. 184). На самом же деле, как было показано выше, Морган сильно преувеличивал самостоятельное значение мутаций в эволюции и недооценивал роль естественного отбора.

В 20-е годы в зарубежной и отечественной биологии протекали важные процессы, направленные на устранение коллизии между генетикой и дарвинизмом. Генеральная

линия развития эволюционной теории проходила в те времена через разработку проблем и методов, которые послужили подступами для интеграции дарвинизма с генетикой и экологией, через разработку экспериментальных методов изучения факторов и причин эволюции, методов моделирования отдельных сторон и фаз процессов микроэволюции.

Прежде всего следует выделить открытия, сделанные в области исследования наследственной изменчивости. Это работы Баура 1911—1924 гг. по генетике львиного зева (открытие малых мутаций, обоснование понятия о норме реакции и представления о видообразовании как о процессе, основанном на отборе и накоплении мелких, внешне малозаметных и часто возникающих мутаций). Он доказывал, что видообразование идет в «чисто дарвиновском духе» (Baur, 1924). В 1925—1927 гг. Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов на дрожжах, а Г Мёллер на дрозофиле установили факт усиления мутагенеза понизирующими излучениями и этим доказали возможность воздействия факторами внешней среды на наследственную изменчивость.

В середине 20-х годов в СССР получили развитие работы по отдаленной гибридизации и полиплоидии с цитологическим изучением гибридов. Были получены кариотипически постоянные гибридные формы с новым числом хромосом. По словам Г. А. Левитского (1925), эти данные служат основой для одного «из самых решающих шагов на пути к сближению цитогенетики и учения об эволюции» (стр. 5). Нужно отметить также работу Г. Д. Карпеченко с капустно-редечными гибридами, Г. К. Мейстера и сотрудников с ржано-пшеничными гибридами, М. С. Навашина с гибридами Crepis и др.

Было положено начало исследованиям различных форм внутрихромосомных перестроек, их распространенности в природе и значения для всевозможных внутривидовых преобразований (А. Блексли на дурмане, Ф. Добжанский на дрозофиле и т. п.).

Были сделаны важные исследования в области всеохватывающего изучения формового и генного разнообразия, генетического потенциала видов, генэкологии и геногеографии. Работами Г. Турессона (Turesson, 1922), Дж. Клаузена (Clausen, 1922), Дж. Грэгора и Ф. Сансома (Gregor a. Sansome, 1927) было установлено существование наслед-

ственно-фиксированной экологической внутривидовой дифференциации у растений.

Большое влияние на эволюционную теорию оказали работы Н. И. Вавилова и его школы (Е. Н. Синская, М. А. Розанова и др.), выполненные в 20-е годы. Они обнаружили колоссальное разнообразие наследственно различных внутривидовых форм, закономерности их распределения по ареалу, поведения при скрещиваниях и т. п.

В книге Н. В. Тимофеева-Ресовского с соавторами (1969) правильно подчеркивается, что наряду с работами Четверикова для объединения генетики и эволюционной теории в 20-х годах имели значение также обширные исследования Вавилова (стр. 58).

В области разработки экспериментальных методов изучения и моделирования процессов борьбы за существование значение основополагающих имели исследования «перерождения сортов смесей» (Сапегин, 1922; Кулешов, 1922; Писарев, 1923), работы В. Н. Любименко, О. Щегловой и З. Булгаковой (1925) и особенно — по межрасовой и межбиотипной борьбе за существование — школы В. Н. Сукачева (Шенников, Сочава и др.).

Р. Фишеру (Fisher, 1928) математическими методами удалось подойти к построению генетической концепции естественного отбора. Началась разработка математической теории борьбы за существование (Volterra, 1926, и др.).

Русла, по которым шло сближение дарвинизма с генетикой в отечественной биологии 20-х годов, были более многочисленны, чем за рубежом. Объясняется это как сильной дарвинистской традицией русских биологов, так и начавшимся уже воздействием философии диалектического материализма. Принципиальный интерес представляют мысли, высказанные главой одной из крупных советских школ генетиков А. С. Серебровским (1924). В тот момент, когда казалось, что усилиями биометриков основы учения Дарвина были подтверждены, писал он, данные генетики заставили многих ученых «уже пренебрежительно пожимать плечами, произнося слово дарвинизм» (стр. 51). Однако после того как были открыты малые мутации, новообразования при скрещиваниях, «нехватки» и полиплоидия, «постепенно сглаживалось различие между дарвиновским и менделевским пониманием происхождения видов» (стр. 77) и в старую формулу

дарвинизма вливалось новое содержание, которое «углубило и расширило наши представления о происхождении видов» (стр. 75). В работе 1926 г. Серебровский подчеркивал, что все время стоял на точке зрения дарвиновского учения о естественном отборе, а неясным считает вопрос о механизмах возникновения наследственно обусловленных различий, служащих материалом для работы отбора. В заключении этой статьи Серебровский четко сформулировал тезис о синтезе генетики и дарвинизма. Правда, значительно опережая события, он утверждал, что этот синтез уже приобрел вполне гармоническую форму.

Надо сказать, что и некоторые советские биологи-негенетики, с дарвинистских позиций оценивавшие теоретические ошибки ранних генетиков, правильно формулировали вопрос о соотношении менделизма и дарвинизма (Северцов, 1922; Талиев, 1922, 1926; Книпович, 1924; Козо-Полянский, 1925; Иванцов, 1926; Мензбир, 1927; Комаров, 1927). Например, вот в какой последовательности представлял А. Н. Северцов (1922) смены господствовавших гипотез эволюции, которые происходили в течение последних двадцати пяти лет: «точка зрения исследователей на причины эволюции несколько раз менялась. В конце 19-го и начале 20-го века среди эволюционистов большим успехом пользовалась неоламаркианская точка зрения, затем в значительной степени под влиянием изучения наследственности (менделизма) преобладание получила мутационная гипотеза, т. е. положение, что эволюционные изменения происходят более или менее крупными скачками и что борьба за существование идет не между особями, а между вновь возникающими мелкими разновидностями; в новейшее время при гораздо более полном и детальном исследовании мутаций, их характера и условий их появления и комбинации, мутационная гипотеза все более и более приближается к дарвинизму Дарвина (не неодарвинизму)» (стр. 14, 15).

Не все сказанное в этой выдержке бесспорно (например, утверждения, что в биологии начала XX в. преобладал неоламаркизм, а затем — мутационизм). Наибольший интерес представляет мнение Северцова, что в начале 20-х годов генетическая концепция мутаций изменилась и уже давала возможность трактовать механизм эволюции как селекцию мелких неопределенных наследственных изменений, т. е. в духе «дарвинизма Дарвина». Н. А. Иван-

цов (1926) пришел к выводу, что «учение о естественном отборе, мутационное учение и менделевские законы наследственности составляют неразрывные части единого современного эволюционного учения» (стр. 46). Он подчеркнул, что «многие из затруднений, которые выставлялись для теории отбора... совершенно устраняются современным учением о наследственности, основание которому положил Мендель» (там же). В противовес дарвинистам-догматикам Иванцов писал: «Было бы странно и ни с чем несообразно, если бы теория эволюции, созданная Дарвином более 60 лет тому назад, однажды навсегда застыла в окоченелых формах. Закон эволюции применим и к самой теории эволюции, которой предстоит еще дальнейший путь развития» (там же).

В этой книге рассмотрен примерно 65-летний отрезок развития эволюционной теории после Дарвина, охватывающий три периода. Последние два периода ее развития, т. е. полувековое время с середины 20-х годов до современности, составляет тему особой работы.

В заключение я хочу выразить глубокую благодарность сотрудникам сектора истории и теории эволюционного учения Ленинградского отделения Института истории естествознания и техники АН СССР, оказавшим помощь в подготовке этой работы: Т. М. Аверьяновой, Я. М. Галлу, А. Б. Георгиевскому, Н. В. Константиновой, З. М. Рубцовой и Л. Н. Хахиной.

ЛИТЕРАТУРА

Агол И. 1927. Диалектический материализм и эволюционная теория М.

Агурский М. С. 1970. Моделирование генетической системы управления. Журн. общ. биол., 3 : 259—268.

Аллен Грант. 1887. Чарльз Дарвин. СПб.

Андрусов Н. И. 1897. Ископаемые и живущие *Dreissensidae* Евразии. СПб.

Антонович М. А. 1864. Теория происхождения видов в царстве животных. Журн. «Современник», 3 : 63—107.

Антонович М. А. 1896. Чарльз Дарвин и его теория. СПб.

Антонович М. А. 1945. Избранные философские сочинения. М.

Банина Н. Н. 1962. К. Ф. Кесслер и его роль в развитии биологии в России. Л.

Баур Э. 1913. Введение в экспериментальное изучение наследственности. (Пер. с нем. — 1911). Тр. Бюро по прикл. ботан. Приложение 8 к №№ 1—10 : 1—342.

Безигер Э. 1971. Развитие неоламаркистских и неодарвинистских направлений в 20-м веке во Франции. М.

Бейтс Г. 1958. Натуралист на реке Амазонке. М.

Бекетов А. Н. 1860. Гармония в природе. Русский вестник, ноябрь, кн. 2; декабрь, кн. 1, 2 : 197—241, 534—558.

Бекетов А. Н. 1873. О борьбе за существование в органическом мире. Вестник Европы, 10 : 558—593.

Бекетов А. Н. 1882. Дарвинизм с точки зрения общефизических наук. Тр. СПб. общ. естествоиспыт. **13**, 1 : 92—110.

Бекетов А. И. 1896. География растений. СПб.

Беклемишев В. Н. 1964а. Об общих признаках организации жизни. Бюлл. МОИП, **69**, 2 : 22—28.

Беклемишев В. Н. 1964б. Сравнительная анатомия беспозвоночных животных. Тт. 1—2. М.

Белкин Р. И. 1958. Творческая разработка дарвинизма И. И. Мечниковым. В кн.: И. И. Мечников. Избранные работы по дарвинизму. М.

Бельше В. 1905. Прогресс дарвинизма. СПб.

Беляев М. М. 1946. К вопросу об экспериментальном исследовании явлений предостерегающей окраски. Зоол. журн., **25**, 5 : 403—410.

Беляев М. М. 1947. Окраска животных и естественный отбор. М.

Берг Л. С. 1922а. Теории эволюции. Пгр.

Берг Л. С. 1922б. Номогенез. Пгр.
Берг Л. С. 1922в. Борьба за существование взаимная помощь. Пгр.
Берг Л. С. 1922г. Наука, ее содержание, смысл и классификация. Пгр.
Бергсон А. 1914. Творческая эволюция. (Пер. с франц. — 1907). СПб.
Берман З. И., Зеликман А. Л. и др. 1966. История эволюционных учений в биологии. М.—Л.
Берман З. И., Завадский К. М. и др. 1967. Современные проблемы эволюционной теории. М.—Л.
Бир Ст. 1965. Кибернетика и управление производством. М.
Бляхер Л. Я. 1959. Дарвин и братья Ковалевские. Вопр. истории естествозн. и техники, 8 : 66—74.
Бляхер Л. Я. 1971а. Проблема наследования приобретенных признаков. М.
Бляхер Л. Я. 1971б. Георг Зейдлиц и его курс дарвинизма в Дерптском университете. В кн.: Из истории биологии, 3 : 5—58.
Богданов М. Н. 1881. Сорокопуты русской фауны и их сородичи. СПб.
Борисяк А. А. 1926. Из истории палеонтологии. М.
Борисяк А. А. 1928. В. О. Ковалевский, его жизнь и научные труды. Л.
Брандт Ф. 1868. Заметки о содержании второго и третьего отделов моих сообщений о морских коровах. Тр. 1-го съезда русских естествоиспытателей, отд. зоол., : 211—215.
Брейтенбах Л. 1905. Биология к началу 20-го века. СПб.
Бэр К. 1924. Избранные работы. Л.
Вавилов Н. И. 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов.
Вавилов Н. И. 1926. Центры происхождения культурных растений. Л.
Вавилов Н. И. 1931. Линнеевский вид как система. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 26, 3 : 109—134.
Вавилов Н. И. 1932. Роль Дарвина в развитии биологических наук. В кн.: Учение Дарвина и марксизм-ленинизм. М. : 62—72.
Вавилов Н. И. 1935. Менделизм и его значение в биологии и агрономии. В кн.: Г. Мендель. Опыты над растительными гибридами. М.—Л.
Вавилов Н. И. 1936. Гуго де Фриз. Соц. растениеводство, 17 5—15.
Вавилов Н. И. 1939. Предисловие к кн.: Ч. Дарвин. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. М.—Л.
Вагин В. Л. 1951. Некоторые особенности морфобиологической эволюции паразитов. Вестн. ЛГУ, 11 : 36—57.
Вагнер А. 1896. Новые и старые пути в биологии. Новое слово, 11 : 90—117.
Вагнер А. 1911. Новый курс в биологии. СПб.
Вагнер В. А. 1901. Об окраске и мимикрии у животных. Тр. СПб., общ. естествоиспыт., 31, 2 : 1—63.

Вагнер Н. 1860. Природа и Мильн-Эдвардс. Отечественные записки, CXXXII, сентябрь : 93—128, 533—560.
Ватсон Дж. 1914. Наследственность. (Пер. с англ.). Ред. В. Шимкевич. СПб.
Вейсман А. 1894. Всемогущество естественного отбора. СПб.
Вейсман А. 1918. Лекции по эволюционной теории. Пгр.
Вернадский В. И. 1926. Биосфера. 1—2, М.—Л.
Вильсон Э. 1923. Краткий обзор успехов современной зоологии. Философия науки, ч. II : 106—120.
Вологдин А. Г. 1963. Земля и жизнь. Эволюция среды и жизни на земле. М.
Вологдин А. Г. 1968. О древнейших формах жизни северной Евразии. В кн.: Абиогенез и начальные стадии эволюции жизни. М. : 130—136.
Вольф Г. 1904. К критике дарвинизма. В кн.: Теория развития. СПб. : 144—184.
Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. М.
Гааке В. 1902. Животный мир. СПб.
Гайсинович А. Е. 1967. Зарождение генетики. М.
Гайсинович А. Е. 1970. И. И. Мечников — великий русский биолог. Журн. общ. биол., **31**, 4 : 490—499.
Галактионов В. Г. 1968. Л. Ш. Давиташвили. Современное состояние эволюционного учения на Западе. Журн. общ. биол., **19**, 4 : 482—485.
Гартман Э. 1909. Истина и заблуждение в дарвинизме. (Пер. с нем. 1874). СПб.
Гаузе Г. Ф. 1934. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий. Зоол. журн., **13**, 1 : 18—26.
Гаузе Г. Ф. 1935. Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях. Зоол. журн., **14**, 2 : 243—270.
Геккель Э. 1909. Борьба за эволюционную идею. СПб.
Геккель Э. 1913. Лекции по естествознанию и философии. СПб.
Геккель Э. 1919. Происхождение человека. Речь на международном конгрессе в Кэмбридже. Пгр.
Гексли Т. 1927. О причинах явлений в органическом мире. М.—Л.
Генетика. 1923. Этапы менделизма. Сб. статей под ред. А. А. Сапегина. Одесса.
Георгиевский А. Б. 1971а. Историко-критический анализ преадаптационизма. В кн.: Из истории биологии. Вып. 3. М. : 104—123.
Георгиевский А. Б. 1971б. Преадаптация и ее роль в прогрессивной эволюции. Журн. общ. биол., **32**, 5 : 573—583.
Гертвиг О. 1895. Современные спорные вопросы биологии. Эволюция или эпигенез? М.
Гертвиг О. 1900. Клетка и ткани. Т. 2. СПб.
Гертвиг О. 1910. Развитие биологии в 19-м столетии. М.
Гертвиг Р. 1909. Пятьдесят лет дарвинизма. Журн. естествозн. и геогр., 3 : 21—37.
Гессе Р. 1929. Учение о происхождении видов и дарвинизм. М.—Л.
Гольдшмидт Р. 1920. Двадцатилетие менделизма. Усп. экспер. биол., **1**, 3—4 : 274.
Гудрич Э. 1914. Эволюция живых существ. СПб.

Давиташвили Л. Ш. 1946. В. О. Ковалевский. М.—Л.
Давиташвили Л. Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.—Л.
Давиташвили Л. Ш. 1956. Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе. М.
Давиташвили Л. Ш. 1959. В. И. Ленин и кризис в эволюционном учении. Вопр. философии, 5 : 157—174.
Давиташвили Л. Ш. 1966. Современное состояние эволюционного учения на Западе. М.—Л.
Давиташвили Л. Ш. 1968. Вопросы методологии в изучении эволюции органического мира. Тбилиси.
Давиташвили Л. Ш. 1971. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Тбилиси.
Дакке Э. 1915. Палеонтология, систематика и эволюционное учение. В кн.: Новые идеи в биологии. Вып. 8. М.
Данилевский Н. Я. 1885. Дарвинизм. Тт. 1, 2. СПб.
Дарвин Ч. 1939—1959. Сочинения, тт. 3—9. М.—Л.
Дарвин Ч. 1950. Избранные письма. М.
Дарвин Ч. 1957. Воспоминания о развитии моего ума и характера (автобиография). М.
Делаж И., Гольдсмит М. 1916. Теории эволюции. Пгр.
Делоне Л. Н. 1926. Хромосомная теория наследственности и хромосомы у некоторых лилейных. Вест. Тифлисск. бот. сада, нов. сер., 2 : 1—32.
Де Фриз Г. 1904. Теория мутаций. Мутации и мутационные периоды в происхождении видов. В кн.: Теория развития. СПб. : 185—212.
Де Фриз Г. 1913. Групповое видообразование. СПб.
Де Фриз Г. 1917. Происхождение мутационной теории. Природа : 1097.
Де Фриз Г. 1932. Избранные произведения. М.
Догель В. А. 1945. А. О. Ковалевский. М.—Л.
Догель В. А. и Гайсинович А. Е. 1950. Основные черты творчества И. И. Мечникова как биолога. В кн.: И. И. Мечников. Избр. биол. произв. М. : 677—725.
Дофлейн Ф. 1915. Современная наука и дарвинова теория. В кн.: Новые идеи в биологии. Пгр., 8 : 73—96.
Дриш Г. 1915. Витализм. СПб.
Дубинин Н. П. 1931. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции. Журн. экспер. биол., 7, 5—6 : 463—479.
Дубинин Н. П. 1940. Дарвинизм и генетика популяций. Усп. совр. биол., 13, 2 : 276—305.
Дубинин Н. П. 1966. Эволюция популяций и радиация. М.
Дубинин Н. П. 1968. Некоторые методологические проблемы генетики. М.
Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. 1967. Эволюция популяций и селекция. М.
Дучинский Ф. Ф. 1926. Дарвинизм, ламаркизм и неодарвинизм. Под знаменем марксизма, 7—8 : 95—122.
Еленкин А. А. 1907. Отношение лишайникового симбиоза к эволюции организмов. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 38, 1 : 160—175.

Завадовский Б. М. 1924. Предисловие к кн: Е. С. Смирнов и др. Очерки по теории эволюции. М.
Завадовский Б. М. 1925. Дарвинизм и ламаркизм и проблема наследования приобретенных признаков. Под знаменем марксизма, 10—11 : 79—114.
Завадский К. М. 1940. Великий русский дарвинист (к 20-летию со дня смерти К. А. Тимирязева). Вест. защ. раст., 4 : 3—13.
Завадский К. М. 1952. О прогрессивном значении взглядов В. Л. Комарова на реальность вида. Вестн. ЛГУ, 4 : 3—25.
Завадский К. М. 1957а. Перенаселение и его роль в эволюции. Бот. журн., 42 : 426—449.
Завадский К. М. 1957б. К вопросу о дифференциации вида у высших растений. Вестн. ЛГУ, 21, 4 : 18—44.
Завадский К. М. 1958. К пониманию прогресса в органической природе. В кн.: Проблемы развития в природе и обществе. Л.: 79—120.
Завадский К. М. 1960. Биология. В кн.: Философская энциклопедия. Т. 1. М.: 167—170.
Завадский К. М. 1961. Учение о виде. Л.
Завадский К. М. 1965. Теория эволюции и ее преподавание. Журн. общ. биол., 16, 6 : 731—738.
Завадский К. М. 1967а. См. главы 4—6 в кн.: З. И. Берман. и др. Современные проблемы эволюционной теории. М.—Л.: 145—296.
Завадский К. М. 1967б. Проблема прогресса живой природы. Вопр. философии, 9 : 124—136.
Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование. М.—Л.
Завадский К. М. 1969. Биология. В кн.: Сельскохозяйственная энциклопедия. Т. 1. М.: 466—474.
Завадский К. М. 1971а. К исследованию движущих сил арогенеза. Журн. общ. биол., 5 : 515—529.
Завадский К. М. 1971б. Синтетическая теория эволюции и диалектический материализм. В кн.: Философские проблемы эволюционной теории, ч. 2. М.: 4—30.
Завадский К. М. и Ермоленко М. Т. 1966. К критике неономогенеза. В кн.: Философские проблемы современной биологии. Л.: 227—233.
Завадский К. М. и Ермоленко М. Т. 1969. К вопросу о причинах и сущности кризиса эв. теории. В сб.: В. И. Ленин и проблемы науки. Л.: 67—73.
Залеский В. В. 1896. Основные начала общей зоологии. Новороссийск.
Зеликман А. Л. 1966. Эволюционная теория Чарльза Дарвина. В кн.: История эволюционных учений в биологии. М.—Л.
Иванов А. В. 1968. Происхождение многоклеточных животных. Л.
Иванцов Н. А. 1923. Факторы эволюции. М.—Л.
Иванцов Н. А. 1926. Дарвинизм и менделизм. Вологда.
Иванцов Н. А. 1927. Основы эволюционного учения. М.
Ильинский А. 1929. Закономерности в размножении малого соснового лубоеда и теоретическое обоснование мер борьбы с ним в лесу. Бюлл. «Защита растений от вредителей», 5, 5—6 : 523—542.

Иоганнсен В. 1935. О наследовании в популяциях и чистых линиях. Пер. с нем. — 1903. Л.
Ипатова Н. Н. 1970. Из истории эволюционной идеи в России. Автореферат. канд. дисс. Л.
Каммерер П. 1925а. Общая биология. М.—Л.
Каммерер П. 1925б. Смерть и бессмертие. М.—Л.
Каммерер П. 1927. Загадка наследственности. М.
Карпеченко Г. Д. 1924. Межродовые гибриды Raphanus sativus L. × Brassica oleracea L. Научно-агрономич. журн., 1 5—6.
Карпеченко Г. Д. 1927. Полиплоидные гибриды Raphanus sativus L. × Brassica oleracea L. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, **17**, 3 : 305—410.
Кастлер Г. 1967. Возникновение билогической организации. М.
Кашкаров Д. Н. 1933. Среда и сообщество. Л.
Келлер Б. А. 1907. Очерки по флоре юга Царицынского уезда. В кн.: Димо Н. А., Келлер Б. А. В области полупустыни. Саратов.
Келлер Б. А. 1923. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Воронеж.
Келлер Б. А. 1933. Генетика. Краткий очерк. М.—Л.
Кёлликер А. 1864. О дарвиновской теории творения. Отечественные записки, 10—11 : 932—948.
Кено Л. 1914. Теория предварительной приспособленности. Природа : 1297—1304.
Кесслер К. Ф. 1880. О законе взаимопомощи. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., **11**, 1 : 124—136.
Кипипович Н. М. 1924. Курс общей зоологии для высшей школы. Л.
Кнорре А. Г. 1940. А. О. Ковалевский — основоположник сравнительной эмбриологии. Усп. совр. биол., **13**, 2 : 195—206.
Ковалевский В. О. 1873. Остеология Anchitherium auerelianense Cuv. как формы, выясняющей генеалогию лошади (Equus). Киев.
Ковалевский В. О. 1875. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных. Изв. Общ. любит. естествозн., антропол. и этногр., **16**, 1 : 1—59.
Козо-Полянский Б. М. 1923. Последнее слово антидарвинизма (критика номогенеза). Краснодар.
Козо-Полянский Б. М. 1924. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. М.—Л.
Козо-Полянский Б. М. 1925. Дарвинизм или теория естественного отбора. Вологда.
Комаров В. Л. 1901а. Флора Манчжурии. Т. 1. СПб.
Комаров В. Л. 1901б. Формы изменяемости Sagittaria. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., **32**, 1. Прот. засед. 7—8 : 319—323.
Комаров В. Л. 1925. Ламарк. М.—Л.
Комаров В. Л. 1926. Из истории биологии. М.—Л.
Комаров В. Л. 1927. Флора полуострова Камчатки. Т. 1. Л.
Комаров В. Л. 1935. Ламарк и его научное значение. В кн.: Ламарк. Философия зоологии. Т. 1. М.—Л.
Конклин Э. Г. 1928. Наследственность и среда. М.—Л.
Коржинский С. И. 1889. Северная граница черноземной области восточной полосы Европейской России в ботанико-гео-

графическом и почвенном отношении. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 19, 6.
Коржинский С. И. 1891. Северная граница черноземной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 22, 6.
Коржинский С. И. 1899. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов. СПб.
Коршиков А. А. 1924. Эволюционные теории в историческом изложении. Харьков.
Костычев С. П. 1922. Натурфилософия и точные науки. Пгр.
Котс А. Ф. 1914. Этюды по теории эволюции. Вып. 1. Ламарк и Дарвин как историки в естествознании. Страница прошлого, идеи эволюции в оценке исторического метода. М.
Крепс Е. М., Манукян К. Г. и др. 1964. Фосфолипиды и эволюция центральной нервной системы. В кн.: Эволюция функций. М.—Л. : 211—218.
Кроль Дж. 1898. Философская основа эволюции. Харьков.
Кропоткин П. А. 1907. Взаимная помощь как фактор эволюции. СПб.
Кузнецов Н. И. 1906. К вопросу о происхождении видов: вариации или мутации. Прот. Общ. естествоиспыт. при Юрьевск. унив., 15, 1 : 21—25.
Кулешов Н. Н. 1922. Борьба рас яровой пшеницы. Харьков.
Лаврентьев М. 1966. Наука и темпы века. Известия, № 14.
Ламарк Ж. 1935. Философия зоологии. Т. 1. М.—Л.
Лебедев Д. В. 1957. Эволюционные взгляды В. И. Талиева. Ботан. ж., 42, 9 : 1338—1353.
Леваковский Н. Ф. 1871. К вопросу о вытеснении одних растений другими. Ч. I. Отношение семян растений к влаге. Тр. Общ. естествоиспыт., 2, Казань : 35—52.
Леваковский Н. Ф. 1872. К вопросу о вытеснении одних растений другими. Ч. II. Значение семян и подземных частей растений, находящихся в почве. Тр. Общ. естествоиспыт., 2, Казань : 19—31.
Леваковский Н. Ф. 1873. К вопросу о влиянии среды на форму растений. Зап. Казанск. унив., 6 : 925—930.
Левин М. Л. 1928. Вейсман. БСЭ, 9 : 198—204.
Левинс Р. 1968. Генетические последствия естественного отбора. В кн.: Теоретическая и математическая биология. М. : 419.
Левитский Г. А. 1924. Материальные основы наследственности. Киев.
Левитский Г. А. 1925. Карио- и генотипические изменения в процессе эволюции. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 15, 5 : 3—28.
Левитский Г. А. 1939. Цитологические основы эволюции. Природа, 5 : 36.
Ле Дантек Ф. 1899. Индивидуальная эволюция, наследственность и неодарвинисты. М.
Лесгафт П. Ф. 1912. Памяти Жана Ламарка. В кн.: Памяти П. Ф. Лесгафта. СПб. : 1—10.
Ленин В. И. Полн. собр. соч., 18 : 323.

Личков Б. Л. 1945. Геологические периоды и эволюция живого вещества. Журн. общ. биол., 6, 3 : 157—182.
Личков Б. Л. 1965. К основам современной теории Земли. Л.
Лотси Дж. 1914. Опыты с видовыми гибридами и соображения о возможности эволюции при постоянстве вида. В кн.: Новые идеи в биологии, 4. СПб. : 112—123.
Лукин Е. И. 1940. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.—Л.
Лункевич В. В. 1910. Старое и новое в эволюционной теории. Русское богатство, 1 : 133—156; 6 : 100—123.
Лысенко Т. Д. 1948. О положении в биологической науке. Стенограф. отчет сессии ВАСХНИЛ. М. : 7—41.
Лысковский М. В. 1906. Миметизм. Новгород.
Любименко В. Н., Щеглова О. и Булгакова З. 1925. Опыт над соревнованием за место у растений. Журн. Русск. бот. общ., 10, 3—4 : 293—338.
Любищев А. А. 1925а. Понятие эволюции и кризис эволюционизма. Изв. Биол., НИИ при Пермск. гос. унив., 4, 4 : 137—153.
Любищев А. А. 1925б. О природе наследственных факторов (критическое исследование). Изв. Биол. НИИ при Пермск. гос. унив., 4, прилож. 1-е : 5—142.
Любищев А. А. 1966. Систематика и эволюция. В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: 45—57.
Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.
Маркс К. и Энгельс Ф. Соч., т. 20.
Мейстер Г. К. и Мейстер Н. Г. 1923. Ржано-пшеничные гибриды. Саратов.
Мендель Г. 1965. Опыты над растительными гибридами. М.
Мензбир М. А. 1882. Чарльз Дарвин и современное состояние эволюционного учения. Русская мысль, 7 : 53—79.
Мензбир М. А. 1886. Дарвинизм в биологии и близких к ней науках. М.
Мензбир М. А. 1893. Опыт теории наследственности. Русская мысль, 10 : 208—231.
Мензбир М. А. 1900. Главнейшие представители дарвинизма в Западной Европе. Русская мысль, 1 : 60—76; 2 : 45—57; 6 : 1—17; 12 : 39—57.
Мензбир М. А. 1902. Мнимый кризис дарвинизма. Русская мысль, 11 : 189—201.
Мензбир М. А. 1920. Исторический очерк воззрений на природу. Пгр.
Мензбир М. А. 1926. Первые 65 лет в истории теории подбора. В кн.: Ч. Дарвин, Полн. собр. соч., т. I, кн. 2 : 3—53.
Мензбир М. А. 1927. За Дарвина. М.—Л.
Мережковский К. С. 1909. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. Казань.
Местергази М. М. 1930. Основные проблемы органической эволюции. М.
Мечников И. И. 1960. Академическое собрание сочинений. М.
Мичурин И. В. 1923. Итоги работ сельскохозяйственных опытных учреждений среднечерноземной области. Отд. II, вып. 1. Воронеж.

Морган Т. Г. 1924. Структурные основы наследственности. М.—Л.
Морган Т. Г. 1926. Теория эволюции в современном освещении. М.—Л.
Морган Т. Г. 1927. Теория гена. Л.
Морган Т. Г. 1933. Развитие генетики. Природа, 3—4 : 152—160.
Морган Т. Г. 1936. Экспериментальные основы эволюции. М.—Л.
Мюллер Ф. и Геккель Э. 1940. Основной биогенетический закон. М.—Л.
Навашин М. С. 1927. Об изменении числа и морфологических признаков хромосом у межвидовых гибридов. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 17, 3 : 121—150.
Надсон Г. А. и Филиппов Г. С. 1925. О влиянии рентгеновских лучей на половой процесс и образование мутантов у низших грибов (Mucoraceae). Вестн. рентгенол. и радиол., 3, 5.: 305—310.
Назаров В. И. 1969. Эволюционная идея во Франции во второй половине XIX—начале XX века. Автореф. канд. дисс. М.
Назаров В. И. 1970. Возникновение генетики и эволюционное учение во Франции в начале XX в. В кн.: Из истории биологии, вып. 2, М. : 98—111.
Наумов Г. В. 1969. Краткая история биогеографии. М.
Неймайр М. 1898. Корни животного царства. М.
Некрасов А. Д. 1926. Борьба за дарвинизм. М.
Никитин С. Н. 1881. Дарвинизм и вопрос о виде в современной палеонтологии. Мысль, 8 : 144—170; 9 : 229—245.
Никольский А. М. 1909. География животных. Харьков.
Никольский А. М. 1923. Номогенез Л. С. Берга. Уч. зап. Наркомпроса Украины, 1, Харьков : 229—256.
Номогенез. 1927. Сб. критических статей под ред. Б. М. Козо-Полянского. М.
Остроумов А. А. 1909. Происхождение видов и естественный подбор. К 50-летию дарвинизма. Казань.
Павлов А. П. 1897. Полвека в истории науки об ископаемых организмах. М.
Памяти Дарвина. 1910. Сб. статей, посвященный 50-летнему юбилею выхода в свет «Происхождения видов». М.
Парамонов А. А. 1940. К. А. Тимирязев как дарвинист. М.
Парамонов А. А. 1945. Курс дарвинизма. М.
Парамонов А. А. 1967. Пути и закономерности эволюционного процесса. В кн.: З. И. Берман и др. Современные проблемы эволюционной теории. М.—Л.
Писарев В. Е. 1923. Перерождение пшеницы. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 13, 1 : 58—70.
Писарев Д. И. 1864. Прогресс в мире животных и растений. Русское слово, апрель : 1—52; май : 43—70; июнь : 233—274; июль : 1—46; сентябрь : 1—46.
Плате Л. 1928. Эволюционная теория. Пер. с нем. — 1925. М.—Л.
Поляков И. М. 1941. Курс дарвинизма. М.
Поляков И. М. 1960. Разработка основных проблем дарвинизма в трудах И. И. Мечникова. В кн.: И. И. Мечников, Собр. соч., IV : 409—466.

Полянский В. И. 1947. Избранные главы дарвинизма. Л.
Попов В. А. 1874. Разбор Дарвинова учения о происхождении человека. Казань.
Райков Б. Е. 1957. Из истории дарвинизма в России. Тр. Инст. истории естествозн. и техники АН СССР, **16**, 3 : 13—34.
Райков Б. Е. 1960. Из истории дарвинизма в России (очерк второй). Тр. Инст. истории естествозн. и техники АН СССР, **31**, 6 : 17—81.
Райков Б. Е. 1961. Карл Бэр, его жизнь и труды. Л.
Розанова М. А. 1928. Экспериментально-генетический метод в систематике. Журн. Русск. бот. общ., **13**, 3 : 245—270.
Ролле Ф. 1865. Учение Дарвина о происхождении видов. (Пер. с нем.— 1863). СПб.
Романес Г. Д. (в совр. транскр. Ромен с). 1899. Теория Дарвина и важнейшие из ее проявлений. М.
Сапегин А. А. 1922. Наблюдения над «перерождением» искусственного сорта — смеси. Тр. Одесск. сельскохоз. селекц. станции, 6 : 5—23.
Северцов А. Н. 1910. Эволюция и эмбриология. Дневник XII съезда русских естествоиспыт. и врачей, М. : 262—275.
Северцов А. Н. 1921. (1-е изд. — 1912, Киев). Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Берлин.
Северцов А. Н. 1922. Эволюция и психика. М.
Северцов А. Н. 1928. Историческое направление в зоологии. В кн.: Наука и техника СССР (1917—1927). Т. II. М. : 141—193.
Северцов А. Н. 1932. Эволюционное учение после Дарвина. Зоол. журн., 11, 3—4 : 4—20.
Северцов А. Н. 1967. (1-е изд. — 1925, 2-е изд. — 1934). Главные направления эволюционного процесса. М.
Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л.
Северцов С. А. 1936. Морфологический прогресс и борьба за существование. Изв. АН СССР, сер. биол., 5 : 895—944.
Северцов С. А. 1937. Дарвинизм и экология. Зоол. журн., **16**, 4 : 591—613.
Северцов С. А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л.
Серебровский А. С. 1924. Происхождение видов в свете последарвиновского изучения изменчивости и наследственности. В кн.: Происхождение животных и растений. М. : 42—78.
Серебровский А. С. 1926. Хромосомы и механизм эволюции. Журн. экспер. биол., сер. Б, **2**, 1 : 49—75.
Серебровский А. С. 1929. Опыт качественной характеристики эволюционного процесса. Естествознание и марксизм, 2 : 53—72.
Серебровский П. В. 1928. Дарвинизм и учение об ортогенезе. В кн.: Номогенез. М.
Серебровский П. В. 1929. Учение Дарвина и борьба за дарвинизм. Л.
Синская Е. Н. 1928. Вопрос об ассоциации Linum camelina после Цингера. Дневн. Всесоюзн. съезда ботаников, Л. : 102—103.

Сковрон С. 1965. Развитие теории эволюции. Варшава.
Скотт Д. 1914. Эволюция растительного мира. М.
Слепков В. 1925. Наследственность и отбор у человека. Под знаменем марксизма, 4 : 102—122.
Смирнов Е. С., Вермель Ю. М. и Кузин В. С. 1924. Очерки по теории эволюции. М.
Смирнова Е. А. 1928. О влиянии фитосоциальных условий на ход борьбы за существование между посевами и сорными растениями. Изв. Главн. бот. сада, 2 : 161—187.
Соболев Д. Н. 1914. Наброски по филогении гониатитов. Изв. Варшавск. политехн. инст., вып. 1, Варшава : 1—191.
Соболев Д. Н. 1924. Начала исторической биогенетики. Харьков.
Соболь С. Л. 1946. Борьба М. А. Мензбира за дарвинизм. Бюлл. МОИП, 51, 1 : 32—44.
Соболь С. Л. 1957. Из истории борьбы за дарвинизм в России. Тр. Инст. истории естествозн. и техники, 14, 2 : 195—226.
Соболь С. Л. 1958. Г. Бейтс и его книга «Натуралист на реке Амазонке». Вст. ст. М.
Сочава В. Б. 1926. Этюды по экспериментальной фитосоциологии. Зап. Ленингр. сельскохоз. инст., 3 : 160—215.
Спенсер Г. 1894. Недостаточность естественного отбора. СПб.
Спенсер Г. 1899, 1900. Основания биологии. Тт. 1, 2. СПб.
Сталин И. В. Собр. соч., 1 : 301.
Станчинский В. В. 1927. Изменчивость организмов и ее значение в эволюции. Смоленск.
Страхов Н. Н. 1883. Борьба с Западом в нашей литературе. СПб.
Страхов Н. Н. 1887а. Полное опровержение дарвинизма. Русский вестник, 1 : 9—62.
Страхов Н. Н. 1887б. Всегдашняя ошибка дарвинистов. Русский вестник, 12 : 98—129.
Стрельников И. Д. 1966. Из истории палеонтологии в России. В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М. : 7—13.
Сукачев В. Н. 1927. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного вида. Юбил. сб., посвящ. И. П. Бородину, Л. : 195—219.
Сукачев В. Н. 1935. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений. Тр. Петергофск. биол. инст., 15 : 69—88.
Талиев В. И. 1900. Биологические идеи второй половины 19-го века. В кн.: Девятнадцатый век. СПб. : 270—278.
Талиев В. И. 1910. Ч. Дарвин (к 100-летию со дня рождения). Харьков.
Талиев В. И. 1922. Основы ботаники в общебиологическом (эволюционном) изложении. М.—Л.
Талиев В. И. 1926. Организм, среда и приспособление. М.—Л.
Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.—Л.
Тимирязев К. А. 1865. Краткий очерк теории Дарвина. СПб.
Тимирязев К. А. 1878. Дарвин как тип ученого. Публичная лекция. М.

Тимирязев К. А. 1887. Опровергнут ли дарвинизм? Русская мысль, 5, 2 : 145—180; 6, 2 : 1—14.
Тимирязев К. А. 1889. Бессильная злоба антидарвиниста. Русская мысль, 5, 2 : 17—62; 6, 2 : 65—82; 7, 2 : 58—78.
Тимирязев К. А. 1890. Факторы органической эволюции. Русская мысль, 3, 2 : 94—120.
Тимирязев К. А. 1892—1895. Исторический метод в биологии. Русская мысль 1892, 1, 8 : 83—99; II, 1892, 10 : 142—163; III, 1893, 8 : 39—58; IV, 1894, 6 : 81—95; V, 1894, 7 : 90—101; VI, 1895, 7 : 72—89.
Тимирязев К. А. 1896. Значение переворота, произведенного в современном естествознании Дарвином. В кн.: Ч. Дарвин. Соч., т. I, ч. 2. М. : 1—10.
Тимирязев К. А. 1908а. Пятидесятилетний юбилей дарвинизма. Русские ведомости, № 140.
Тимирязев К. А. 1908б. Насущные задачи современного естествознания. 3-е изд. М.
Тимирязев К. А. 1909. Дарвин и современная наука. Русские ведомости, № 121.
Тимирязев К. А. 1913а. Ж. Б. Ламарк. Энц. словарь «Гранат», т. 26. 7-е изд. СПб. : 399—407.
Тимирязев К. А. 1913б. Отбой мендельянцев. Вестник Европы, 5 : 274.
Тимирязев К. А. 1915. Мендель. Энц. словарь «Гранат», т. 28. 7-е изд. СПб.
Тимирязев К. А. 1922. Исторический метод в биологии. М.
Тимирязев К. А. 1937—1940. Собр. соч., тт. 1—10. М.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н. и Яблоков А. В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.
Тихомиров А. А. 1907. Судьба дарвинизма. СПб.
Тихомиров А. А. 1910. Вина науки (спинозизм и дарвинизм). М.
Уоллес А. 1876. Естественный подбор. Этюды. М.
Уоллес А. 1911. (1-е изд. — 1898). Дарвинизм. СПб.
Усов С. А. 1867. Таксономические единицы и группы. М.
Успенская Л. И. 1929. К вопросу о влиянии интенсивности жизненного состязания между растениями на их развитие. Зап. Ленингр. сельскохоз. инст., 5, 4 : 37—54.
Фаминцын А. С. 1874. Дарвин и его значение в биологии. Отечественные записки, 3 : 129—150.
Фаминцын А. С. 1898. Современное естествознание и психология. СПб.
Фаминцын А. С. 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов. Зап. Российск. АН, сер. 8, 20, 3 : 1—14.
Фаминцын А. С. 1912а. О роли симбиоза в эволюции организмов. Изв. Акад. наук, сер. VI, VI, 1 : 51—68.
Фаминцын А. С. 1912б. О роли симбиоза в эволюции организмов. Изв. Акад. наук, сер. VI, VI, 11 : 707—714.
Фельдман Г. Э. 1971. Дж. Б. С. Холден и его вклад в биологические науки. Автореф. канд. дисс. М.
Ферьер Э. 1894. Дарвинизм. СПб.
Филипченко Ю. А. 1915. Изменчивость и эволюция. Пгр.—М.
Филипченко Ю. А. 1917. Рецензия на книгу И. Деляжа и М. Гольдсмит. «Теория эволюции». Природа, 2 : 280—282.

Филипченко Ю. А. 1926. (1-е изд. — 1923). Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М.
Финкельштейн Е. А. 1928. Жизнь как диалектический процесс. Харьков.
Фляксбергер К. А. 1935. Г. Мендель. В кн.: Г. Мендель. Опыты над растительными гибридами. М.—Л.: 13—23.
Франсэ Р. 1908. Философия естествознания. Современное положение дарвинизма. СПб.
Франсэ Р. 1912. Чувства у растений. СПб.
Холден Дж. Б. 1935. Факторы эволюции. М.—Л.
Холодковский Н. А. 1888. Теория Дарвина, ее критика и дальнейшее развитие. Русское богатство, 1: 123—147; 4: 37—64.
Холодковский Н. А. 1895. Старый и новый ламаркизм. Северный вестник, 6: 249—276.
Холодковский Н. А. 1897. Наследственность. Журн. «Образование», № 4: 63—74, № 5—6: 1—15.
Холодковский Н. А. 1915. Ламаркизм и жоффруизм. Природа, апрель: 534—542.
Холодковский Н. А. 1923. Биологические очерки. М.—Пгр.
Цингер Н. В. 1909. О засоряющих посевы льна видах Camelina и Spergula и их происхождении. Тр. Бот. музея Акад. наук, 6.
Цингер Н. В. 1913. Подвиды Alectorolophus major Rchub., живущие в местах, подвергающихся влиянию сельскохозяйственной культуры, и их происхождение путем естественного отбора. Тифлис.
Цингер Н. В. 1928. О подвидах большого погремка (Alectorolophus major). Вологда.
Цион И. Ф. 1878. Происхождение человека по Геккелю. Русский вестник, 1: 5—71.
Чернышевский Н. Г. 1888. Происхождение теории благотворности борьбы за жизнь. Русская мысль, сентябрь: 79—114.
Четвериков С. С. 1928. Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы. Тр. III съезда зоол., анат., гистол. Л.: 52—54.
Четвериков С. С. 1968. (1-е изд. — 1926). О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. В кн.: Классики советской генетики. Л.: 133—170.
Шварц С. С. 1969. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск.
Шеппард Ф. М. 1970. Естественный отбор и наследственность. М.
Шимкевич В. М. 1886. Материалы к познанию эмбриологического развития Araneina. Зап. Россійск. АН, LII.
Шимкевич В. М. 1895. Эволюционная идея в ее естественно-историческом развитии. Северный вестник, 7: 167—185.
Шимкевич В. М. 1906. К теории мутаций. Тр. СПб. общ. естествоиспыт. **35**, 4: 28—62.
Шимкевич В. М. 1910. Биологические основы зоологии. СПб.

Шимкевич В. М. 1928. (1-е изд. — 1922). Новая фаза в развитии российского антидарвинизма. В кн.: Теория номогенеза. М.: 1—25.
Шмальгаузен И. И. 1939а. Дарвинизм и неодарвинизм. Усп. совр. биол., 11, 2: 204—216.
Шмальгаузен И. И. 1939б. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л.
Шмальгаузен И. И. 1940а. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции. Журн. общ. биол., 1, 4: 509—529.
Шмальгаузен И. И. 1940б. Борьба за существование и расхождение признаков. Журн. общ. биол., 1, 1: 9—25.
Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. М.
Шмальгаузен И. И. 1968. Кибернетические вопросы биологии. Сб. статей. Новосибирск.
Шмальгаузен И. И. 1969. (1-е изд. — 1946). Проблемы дарвинизма. Л.
Шмидт О. 1876. Учение о развитии органического мира. СПб.
Щербакова А. А. 1958. Андрей Николаевич Бекетов. М.
Яффе Г. 1932. Философские основы неодарвинизма. Под знаменем марксизма, 7—8: 196—237.

Abel O. 1918. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena.
Abel O. 1928. Das biologische Trägheitsgesetz-Biologie Generalis. Bd. IV.
Adams M. 1968. The Founding of Population Genetics: Contributions of the Chetvericov School, 1924—1934. J. History Biol., 1, 1: 23—39.
Agassiz L. 1869. De l'espèce et de la classification en zoologie. Paris.
Allen C. E. 1968. Thomas Hunt Morgan and the Problem of Natural Selection. J. History Biol., 1, 1: 113—140.
Baer K. 1873. Zum Streit über den Darwinismus. St.-Petersburg. Zeitung, 119.
Baer K. 1876. Reden, gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsatze. Bd. 2. St.-Petersburg.
Baldwin J. M. 1896. New factor in evolution. Amer. Naturalist, 20: 441—451, 536—553.
Baldwin J. M. 1902. Development and evolution. N. Y.
Bateson W. 1894. Materials for the study of variation. N. Y.—London.
Bateson W. 1910. Heredity and variation in Modern Lights. In: Darwin and Modern Science. Cambridge: 85—101.
Bateson W. 1914. Mendelism and evolution. Adress of the Austral. meet. of the Brit. Assoc. Adv. Sci. Nature (Engl.), 93, 2338: 635—642.
Bateson W. 1922a. Evolutionary Faith and Modern Doubts. Science, 55, 1412: 55—61.
Bateson W. 1922b. Mendelism. Encyclopedia Brit. New Volumes, 31: 991.
Baur E. 1930. (1-e jzd. — 1911). Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin.

Baur E. 1924. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei Antirrhinum majus. Bibl. genetica, 4 : 1—170.
Beljaeff M. M. 1927. Ein Experiment über die Bedeutung der Schutzfärbung. Biol. Zbl., 47 : 107—113.
Bergson A. 1907. Creative evolution. Paris.
Bock W. 1965. The Role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organization. System. Zool., 14 : 272—287.
Bodenheimer P. 1958. Ecology to-day. Den Haag.
Bonnier G. 1889. Études sur la végétations de la vallée de Chamonix et de la chine du Mont Blanc. Rev. gén. bot., t. 1.
Bonnier G. 1894. Remarques sur les différences que présente l'Ononis natrix cultivé sur un sol calcaire et sur un sol non calcaire. Bull. Soc. bot. France, XLI : 54.
Bonnier G. 1895. Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Ann. sci. natur. Bot., ser. 7, 20 : 217—360.
Bonnier G. 1910. Le Monde végétal. Paris.
Brocchi C. 1814. Conchyliologia fossile subapennia. Milano.
Bronn H. G. 1858. Untersuchungen über die Entwicklungsgesetze der Organischen. Stuttgart.
Bronn H. G. 1860. In: Ch. Darwin. Enstehung der Arten. Übers. von Bronn.
Bumpus H. C. 1897. The variations and mutations of the introduced Sparrow. Biol. Lect. wood's holl, 1.
Bumpus H. C. 1899. The elimination of the Unit as illustrated by the introduced Sparrow. Biol. Lect. wood's holl.
Butler S. 1878. Life and habit. London.
Castle W. E. 1915. Some experiments in mass selection. Carnegie Inst. Washington.
Castle W. E. 1916. Can selection cause genetic change? London.
Castle W. E. a. Phillips J. C. 1914. Piebald rats and selection. An experimental test of the effectiveness of selection and of the theory of gametic purity in mendelian crosses. Carnegie Inst. Washington.
Caullery M. 1931. Le probleme de l'evolution. Paris.
Cesnola A. P. 1904. Preliminary note on the protective value of colour in Mantis religiosa. Biometrica, 3, 1 : 58—59.
Cesnola A. P. 1907. Preliminary note on the protective value of colour in Mantis religiosa. Biometrica, 5 : 387—399.
Clausen J. 1921, 1922. Studies on the collective species Viola tricolor L. Bot. tidsskr., 37, 1 : 205—221; 2 : 363—416.
Colosi G. 1945. La dottrina dell'evoluzione e la téorie evoluzionista. Firenze.
Conn H. W. 1900. Method of Evolution. N. Y.
Cope E. D. 1887. The origin of the fittest. Essays on evolution. London—N. Y.
Cope E. D. 1896. The primary factors of organic evolution. Chicago.
Costantin J. 1898. Les végétaux et les milieux cosmiques (adaptation, evolution). Paris.
Costantin J. 1901. L'hérédité acquise. Paris.
Costantin J. 1906. Le transformisme appliqué a l'agriculture. Paris.

Cott H. 1932. On the ecology of treefrogs in Lower Zambesi. Walley. Proc. Zool. Soc. London, 2 : 471—541.
Cott H. 1936. The Effectivness of protective adaptations in the Hive-Bee. Proc. Zool. Soc. London, 1 : 111—133.
Crampton N. 1905. On a general theory of adaptation and Selection. J. Exptl. Zool., 2 : 425—430.
Cuénot L. 1901. L'evolution des théories transformistes. Rev. gén. sci., 12 : 264—269.
Guénot L. 1932. (1-ed. — 1911, 2-ed. — 1921). La génèse des espéces animales. Paris.
Cuénot L. 1914. La theorie de la préadaptation. Scientia, 16, 36 : 60—73.
Dalcq A. 1949. L'apport de l'embryologie causale au probleme de l'evolution. Port. Acta Biol. Volume Sub. Prof. Goldschmidt. Coimbra : 367—400.
Dalcq A. 1955. Les automatisations a l'origine des mammiféres. Bull. Soc. zool. France, 79, 4 : 240—255.
Davenport Ch. 1903. The animal ecology of the cold spring sanal spit. Dec. Publ. Univ. Chicago, 10 : 157—176.
Dolage Y. 1898. La structure du protoplasma et les théories sur l'herédité. Paris.
Delage Y. 1900. L'Hérédité. Paris.
Delage Y. 1903. L'Hérédité et les grands problémes de la biologie générale. Paris.
Delboeuf J. 1877. Les mathèmatiques et le transformisme. Une loi mathèmatique applicable à la theorie du transformisme. Rev. scient., 2, 6 : 669—679.
Depéret Ch. 1907. Les transformations du monde animal. Paris.
Detto C. 1904. Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendensproblem. Jena.
De Vries H. 1901, 1903. Die Mutationstheorie. Bd. 1, 2. Leipzig.
De Vries H. 1906. Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin.
De Vries H. 1910. Variation. In: Darwin and Modern Science. Cambridge : 66—95.
De Vries H. 1913. Gruppenweise Artbildung. Berlin.
De Vries H. 1918. Phylogenetische und gruppenweise Artbildung. Flora, 1, 11 : 208—226.
Dobzhansky Th. 1953. (1-ed. — 1937). Genetics and the origin of species. N. Y.
Dobzhansky Th. 1965. Mendelism, darwinism and evolutionism. Proc. Amer. Phylos. Soc., 4 : 109—207.
Dobzhansky Th. et Boesiger E. 1968. Essais sur l'evolution. Paris.
Döderlein L. 1887, 1888. Philogenetische Betrachtungen. Erlangen. Biol. centralbl., 7, 13 : 394—401.
Dodson E. 1960. Evolution, process and product. N. Y.—London.
Dollo L. 1895, 1896. Sur la phylogenie des dipneustes. Bull. Soc. belge geol., paleontol. et hydrol., IX : 79—128.
Dollo L. 1912. Les Cephalopodes aolaptes a la vil nectique secondaire et a la vil benthique tertiaire. Zool. Jahrb., 15 : 105—140.
Dorfmeister G. 1864. Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperiode angewandter Warmegrade

auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Mitt. Naturwiss. Vereines Steiermark, II : 99—108.
Duval M. 1886. Le darvinisme. Paris.
Eden M. 1967. Inadequacies of Neo-Darwinian Evolution as a Scientific Theory. In: Mathematical challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution, 5 : 5—19.
Eimer Th. 1888. Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen des organischen Wachsens. I. Jena.
Eimer Th. 1897. Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig.
Eimer Th. 1898. On Orthogenesis and the Impotence of Natural Selection in Species-Formation. Part II. London.
Elton Ch. 1930. Animal Ecology Evolution. London.
Fischer E. 1901. Experimentale Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgem. Z. Entomol., 6, 49 : 363—377.
Fisher R. 1928. Two Further Notes on the Origin of Dominance. Amer. Naturalist, 62 : 571.
Fisher R. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford.
Fleischmann A. 1901. Die Deszendenztheorie. Leipzig.
Flourens (Pierre). 1864. Psychologia comparée. Paris.
Fothergill Ph. 1952. Historical aspects of organic evolution. London.
Galton F. 1871a. Experiment in Pangenesis. London.
Galton F. 1871b. Pangenesis. Nature, 4 : 5—6.
Galton F. 1889. Feasible experiments on the possibility of transmitting acquired habits by means of inheritance. Nature, 40, oct. 17 : 610.
Galton F. 1897. The average contribution of each several ancestor to the total heritage of the offspring. Proc. Roy. Soc. London, 61, 376 : 401—413.
Gardner E. 1965. History of biology. Minneapolis.
Gaudry A. 1878. Les enchainement du régne animal dans les temps géologique (Mammiféres tertiaires). Paris.
Gaudry A. 1896. Essai de Paléontologie philosophique. P. Masson.
Gebhart K. 1965. Zum philosophischen Gehalt des biotheoretischen Werkes August Weismanns. Dtsch. Z. Phil., 13, 10, 11 : 1280—1292.
Goldschmidt R. B. 1961. Theoretische Genetik. Berlin.
Grassé P. P. et coll. 1966. Biologie générale. Paris.
Gray Asa. 1861. Natural selection not inconsistent with natural theologie etc. Boston.
Gregor J. 1930. Experiments on the genetics of wild populations. J. Genetics, 22. 1 : 15—25.
Gregor J. a. Sansome F. 1927. Experiments on the genetics of wild populations. J. Genetics, 17, 3 : 349—364.
Gulick J. 1888. Divergent Evolution through cumulative segregation. J. Linnean. Soc. London, 20 : 189—274.
Gulick J. 1890. Intensive segregation or divergence through independent segregation. J. Linn. Soc. London, 23 : 312—380.
Gulick J. 1905. Evolution, Racial and Habitudinal. Carnegie Inst. of Washington.
Guyénot E. 1930. La variation et l'evolution. T. II. L'evolution. Paris.

Haeckel E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Berlin.
Haeckel E. 1876. Die perigenesis der plastidule oder die Wellenzeugung der Lebensteilchen. Berlin.
Haeckel E. 1894. Systematische Phylogenie. Bd. 1, Berlin.
Haeckel E. 1898. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin.
Haeckel E. 1902. Natürliche Schöpfungsgeschichte. 10 Aufl. Bd. 1. Berlin.
Harrison J. 1920. Genetical studies in the moths of the genus Oporabia (Oporinia) with a special consideration of melanism in the Lepidoptera. J. Genetics, **9**, 3 : 195—280.
Heikertinger F. 1954. Das Rätzel der Mimikry und seine Lösung. Jena.
Holler M. 1928. Zur Kenntnis der Schutzfärbung bei Insekten. Zool. Anz., 78 : 13—21.
Hering E. 1870. Ueber das Gedächtnis als eine allgemeine Function der organisierten Materie. Almanach Akad. Wiss., 20. Wien.
Hilgendorf A. 1866. Ueber Planorbis multiformis in Steinheimer Süsswasserkalk. Mon. bericht. Berlin Acad., 3 : 474—504.
Huskins C. L. 1931. The origin of Spartina Towsendii. Nature, **127**, 3212 : 781.
Huxley T. 1863. Zoological Evidences as to man's in Nature. London.
Huxley J. 1963. Evolution, the modern synthesis. London.
Hyatt A. 1889. Genesis of the Arietidae. Smithsonian Contr. to knowledge, 673 : 1—238.
Hyatt A. 1894. The phylogeny of an acquired characteristic. Proc. Amer. Phylos. Soc., **32**, 143 : 349—647.
Jaekel O. 1902. Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Abdruck aus Verhandl. des Winter. Zool. Kong. zu Berlin, 1901. Jena.
Jaekel O. 1913. Wege ud Ziele der Palaeontologie. Palaeontol. Z., **1**, 1 : 57.
Jennings H. S. 1908. Heredity variation and evolution in Protozoa. II. Heredity and Variation of size and form in Paramaecium. Proc. Amer. Phylos. Soc., 47.
Jennings H. S. 1910. Experimental evidence on the effectiveness of selection. Amer. Naturalist, 44 : 136—145.
Johannsen W. 1923. Some Remarks about Units in Heredity. Hereditas, 4 : 133—141.
Johannsen W. 1926. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3 Aus. Jena.
Jordan K. 1897. Reproductive divergence: a factor in evolution? Natur. Sci., 2 : 317—320.
Kammerer P. 1913. Das Farbkleid des Feuersalamanders (Salamandra maculosa) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. Weismann's Roux Arch. f. Entw. Mech., 36 : 4—193.
Kammerer P. 1920. Allgemeine Biologie. 2-e ver. Stuttgart—Berlin.
Kaplan A. 1955. Darwin's the Origin of Species and the Modern Concept of Evolution. Texas. J. Sci., **7**, 4 : 389—395.
Kellog V. L. 1907. Darwinism to-day. N. Y.
Koken E. 1902. Paläontologie und Deszendenzlehre. Jena.

Köllicker A. 1864. Über die Darwinische Schöpfungstheorie. Z. wiss. Zool. A, 14 : 114—186.
Köllicker A. 1872. Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Pennatulidenstammen, nebst allgemeinnen Betrachtungen zur Deszendenzlehre. Frankfurt.
Kowalewsky V. 1873—1874. Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Huftherie. Palaeontographica A, **22**, 3—5 : 131—346.
Kusnetzov N. 1957. Die biosoziale Evolution. Acta biotheoretica, **12**, 2 : 59—67.
Le Dantec F. 1909. La crise du transformisme. Paris.
Lessertisseur J. 1959. Darwinisme et paleontologie. Rev. gén. sci. pures et appl., **66**, 5—6 : 153—160.
Lindsey A. 1952. Principles of organic evolution. St.-Louis.
Lokk M. R. 1906. Variation, Heredity and Evolution. L.
Löther R. 1963. August Weismann — Wegbereiter des Darwinismus und wissenschaftlicher Vererbungslehre. Wiss. und Fortschr., Bd. 10.
Lotka A. 1925. Elements of Physical Biology. Baltimore.
Lotsy J. 1917. La quintessense de la theorie du croisement. Arch. néerl., ser., 3, **3**, 2 : 178—238.
Marsh O. C. 1879. History and method of palaeontological discovery. N. Y.
Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species. N. Y.
McAtee W L. 1912. The experimental method of testing the effeciency of warning and cryptic coloration in protecting animals from their enemies. Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, 64 : 281—364.
McAtee W. L. 1932. Effectiveness in nature of the so-called protective adaptations... etc. Washington.
Mehnert E. 1898. Biomechanik erschlossen aus dem Princip der Organogenese. Jena.
Mivart S. 1871. On the genesis of species. London.
Morgan C. L. 1896. Habit and instinct. London—N. Y.
Morgan C. L. 1926. Life, mind and spirit. London.
Morgan T. 1907. Experimental Zoology. N. Y.
Morgan T. 1909. For Darwin. Popul. Sci. Mon., v. 5.
Morgan T. 1910. Change or purpose in the origin and evolution of adaptation. Science, 31 : 201—211.
Morgan T. 1932. The scientific basis of evolution. N. Y.
Müller F. 1964. Für Darwin. Leipzig.
Muller H. J. 1927. Artificial transmutation of the gene. Science, 66, 22 : 84—87.
Nägeli C. 1865a. Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art. München.
Nägeli C. 1865b. Über den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. Bayer. Acad. Wiss. München, 11 : 228—284.
Nägeli C. 1873. Das gesellschaftlische Entstehen neuer Species. Bot. Mitt., Bd. III. München.
Nägeli C. 1884. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München.
Nordenskiöld E. 1926. Die Geschichte der Biologie. Jena.

Olson E. 1960. Morphology, paleontology and evolution. In: Evolution after Darwin. Chicago, 1 : 523—545.
Olson E. 1966. The role of paleontology in the formulation of evolutionary thought. Bioscience, 16, 1 : 37—40.
Osborn H. 1894. The rise of mammalia in N. America. Proc. Amer. Assoc. Sci., 42 : 189—227.
Osborn H. 1897. The limits of organic selection. Amer. Naturalist, 31 : 949—951.
Osborn H. 1907. Evolution as it appears to the paleontologist. Science, 25, 674 : 744—749.
Osborn H. 1908. The four inseparable factors of evolution. Science, 27, 682 : 148—150.
Osborn H. 1918. The origin and evolution of life in the theory of action, reaction and interaction of energy. London.
Osborn H. 1933. Aristogenesis the observed order of biomechanical evolution. Proc. Nat. Acad. Sci., 19 : 699—703.
Osborn H. 1934. Aristogenesis the creative principle in the origin of species. Amer. Naturalist, 48, 716 : 193—235.
Ostoya P. 1951. Les theories de l'evolution. Paris.
Owen R. 1868. Anatomy of Vertebrata, v. III. London.
Parr A. E. 1926. Adaptatiogenese und Phylogenese. Berlin.
Pauly A. 1902. Wahres und Falsches an Darwins Lehre. München.
Pearl R. 1915. Seventeen years selection of a character showing sex-linked mendelian inheritance. Amer. Naturalist, 49, 586 : 595—608.
Plate L. 1903. Über die Bedeutung der Darwinischen Selektionsprinzips. Leipzig—Berlin.
Plate L. 1913. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig—Berlin.
Platt-Ball W. 1890a. Are the effects of use and disuse inherited? London.
Platt-Ball W. 1890b. Heredite et exercice, examen des opinions de Spencer et Darwin. Paris.
Poulton E. B. 1908. Essays on evolution. Oxford.
Poulton E. B. and Sanders C. B. 1899. An experimental enguiry into the struggle for existence in certain common insects. London.
Quatrefages A. 1870. Charles Darwin et ses précurseurs français Études sur le transformisme. Paris.
Radl E. 1905. Geschichte der biologischen Theorien seit dem Ende des XVII Jahrhunderts. Teil I. Leipzig.
Radl E. 1909. Geschichte der Entwicklungstheorie in der Biologie des XIX Jahrhunderts. Teil II. Leipzig.
Romanes G. J. 1886. Physiological Selection: an additional suggestion on the origin of Species. J. Linn. Soc. London, 19 : 337—411.
Romanes G. J. 1887. The factors of organic Evolution. Nature, 36 : 401—407.
Romanes G. J. 1893a. An examination of Weismannism. London.
Romanes G. J. 1893b. Telegony. Nature, 48 : 515—516.
Romanes G. J. 1897. Darwin und nach Darwin. Bd. III. Leipzig.
Rosa D. 1899. La riduzione progressiva della variabilita ei suoi rapporti coll'estinzione e coll'origine delle specie. Torino.

Rosa D. 1931. L'Ologenese. Paris.
Rostand J. 1951. Les grands courants de la biologie. Paris.
Rostand J. 1962. Le passe du transformisme. Ann. biol., 1, 7—8 : 339—357.
Roux W. 1881. Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig.
Schindewolf O. H. 1950. Grundlagen der Paläontologie. Stuttgart.
Schindewolf O. H. 1954. Über die möglichen Ursachen der grossen erdgeschichtlichen Faunenschnitte. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., 10 : 457—465.
Schmankewitsch W. 1875. Über das Verhältnis der Artemia salina zur Artemia Muhlhausenii und Genus Branchipus. Z. wiss. Zool. A, 25, 103 : 103—113.
Schübeler F. C. 1862. Die Kulturpflanzen Norwegiens. Christiania.
Schützenberger M. P. 1967. Algorithms and Neo-Darwinian Theory of Evolution. Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution, 5 : 73—80.
Seidlitz G. 1871. Die Darwinische Theorie. Elf Vorlesungen über die Entstehung der Tiere und Pflanzen durch Naturzüchtung. Dorpat.
Seward A. C. (ed.) 1910. Darwin and Modern Science. Cambridge.
Simpson G. G. 1944. Tempo and mode in evolution. N. Y.
Simpson G. G. 1953. The major features of evolution. N. Y.
Singer Ch. 1934. Histoire de la biologie. Paris.
Sirks M. a. Zirkle C. 1964. The evolution of biology. N. Y.
Spencer H. 1896. The factors of organic evolution. N. Y.
Spencer H. 1898. The Principles of Biology. V. I. 1899 — V. II. London.
Steinmann G. 1908. Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig.
Suess E. 1863. Ueber die Verschiedenheit und die Aufeinanderfolge der tertiären Landfaunen in die Niederlag von Wien. Sitzungsber. Acad. Wiss., Wien.
Sumner F. 1932. Genetic, distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (Peromyscus). Bibliografia Genetica : 1—106.
Swinnerton C. 1916. Experiments and observations bearing in the explanation of form and colouring. 1908—1913. J. Linn. Soc. London, 33 : 203—385.
Tax S. 1960. (ed.). Evolution after Darwin. Tt. 1—3. Chicago.
Tayler J. L. 1899. The Scope of Natural Selection. Nat. Sci., XV : 114—129.
Teissier G. 1962. Transformisme d'aujourd'hui. Ann. biol., 1, 7—8 : 359—374.
Thompson E. Y., Bell J. and Pearson K. 1911. A third cooperative study of Vespa vulgaris, comparison of queens of a single nest with queens of the general autumn population. Biometrika, 8 : 1—12.
Tower W. 1918. The mechanism of evolution in Leptinotarsa. N. Y.
Turesson G. 1922. The genotypical responce of the plant species to the habitat. J. Hered., 3 : 211—350.

Turesson G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. J. Hered. 6 : 147—236.
Vandel A. 1951. Analyse de quelques tendances de l'evolutionisme contemporain. Rev. scient., 89, 3309 : 27—35.
Vandel A. 1958. L'homme et evolution. Paris.
Vandel A. 1961. L'origine des vertèbres. Ann. biol., **37**, 1—2 : 5—41.
Vandel A. 1963. Evolution et auto-regulation. Ann. biol., 3—4 : 179—197.
Vandel A. 1964. Biospeleologie. La biologie des animaux cavernicoles. Paris.
Vernon H. N. 1897. Reproductive Divergence: An Additional Factor in Evolution. Natural Science, XI : 181—189.
Volterra V. 1926. Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Paris.
Waagen W. 1869. Die Formenreiche des Ammonites Subradiatus Geognostisch-paläontol. Beiträge, 2 : 241—359.
Waddington C. 1958. Inheritance of acquired characters. Proc. Linn. Soc., **169**, 1—2 : 54—61.
Wagner M. 1868. Die Darwinische theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Jena.
Wagner M. 1870. Ueber den Einfluss der Geographischen Isolierung und Kolonienbildung auf die morphologischen Veränderungen der Organismen. S. B. Bayer Akad. Wiss., **11** : 154—174.
Wallace A. 1898. Darwinism. London.
Weismann A. 1872. Ueber den Einfluss der Isolierung auf die Artbildung. Leipzig.
Weismann A. 1875. Studien zur Deszendenztheorie. I. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig.
Weismann A. 1876. Studien zur Deszendenztheorie. II. Ueber die letzten Ursachen der Transmutation. Leipzig.
Weismann A. 1883. Ueber die Vererbung. Ein Vortrag. Jena.
Weismann A. 1886. Die Bedeutung der sexueller Fortpflanzung für die Selektionstheorie. Jena.
Weismann A. 1892. Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena.
Weismann A. 1902. Vorträge über Deszendenztheorie. I. Berlin—Jena.
Weismann A. 1910. The Selection theory. In: Darwin and Modern Sciences. Cambridge : 18—65.
Weldon W. 1898. Opening Address to the Zool. section of the British Assoc. Adv. Nature, sept. 22, 1898 : 499—506.
Weldon W. 1899. Presidential Address. Rep. of the 68 meet. British. Assoc. Adv. Sci., Trans. ser. D., Ind. : 887—902.
Weldon W. 1901. A First study of natural selection in Clausilia Laminata (Montagu). Biometrica, 1 : 109—124.
Wettstein R. 1895. Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunkt fur die Bildung neuer Arten in Pflanzenreiche. Bert. deutsch. Bot. Ges., Bd. 13.
Wettstein R. 1903. Der Neo-Lamarkismus und seine Beziehungen zum Darwinismus. Vortrag auf der 74 Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte in Karlsbad. separat. Jena.
Wigand A. 1874. Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons and Cuvier. 3 Bande. Braunschweig.

Wintrebert P. 1953. Position du lamarckisme chimique dans le determinisme de l'evolution. Vie et milieu, 3, 3 : 227—231.
Wintrebert P. 1962. Le vivant createur de son évolution. Paris.
Wintrebert P. 1965. L'existence de livree de l'existentialisme. P. Masson.
Wolff G. 1896. Der gegenwärtige Stand des Darwinismus. Leipzig.
Wolff G. 1898. Beiträge zur Kritik der Darwinischen Lehre. Leipzig.
Woodward A. S. 1906. The relation of paleontology to biology. Ann. and Mag. Natur. History, 18, 106 : 312—318.
Wright S. 1929. Fisher's Theory of Dominance. Amer. Naturalist, 63 : 274.
Wright S. 1931. Evolution in Mendelian Populations. Genetics, 16 : 97—159.
Wright S. 1932. The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection. Proc. VI. Int. Congr. Genet., 1 : 356.
Wright S. 1964. Evolution Organic. In: Encyclop. Brit., 8 : 917—929.
Wright S. 1968. Evolution and the Genetics of populations. In: Genetic and biometric foundations, v. 1. Chicago—London.
Würtenberger L. 1873. Neuer Beitrag zum geologischen Beweis der Darwinischer Theorie. Leipzig.
Würtenberger L. 1880. Studien über die Stammesgeschichte der Ammoniten. Ein geologischer Beweis für die Darwinische Theorie. Leipzig.
Zimmermann W. 1953. Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse. Freiburg—München.

Абель О. 76, 77, 143, 341
Агассис Л. 38, 59, 60
Агол И. И. 335, 358
Агурский М. С. 349
Адамс М. 386
Аллен Г. 100, 292, 377
Алпатов В. В. 52
Амалицкий В. П. 140, 170
Андрусов Н. И. 75, 140, 170
Антонович М. А. 53, 57, 139, 141
Анучин Д. Н. 140, 170
Аскенази Э. 211

Батлер С. 178
Баулмен О. 342
Баур Э. 256, 319, 325, 326, 376, 387
Безигер Е. 21, 295
Бейтс Г. 56—58, 104, 105
Бекетов А. Н. 94, 111, 137, 138, 156—160, 166—168, 219, 225
Беклемишев В. Н. 80
Белкин Р. И. 151
Белл Ч. 307
Беллинг Дж. 272
Беллини Р. 342
Бельше В. 99, 259, 276
Беляев В. И. 230
Беляев М. М. 307, 308
Берг Л. С. 33, 140, 171, 172, 348—359, 361—366
Бергсон А. 338, 339, 349, 355, 376—378
Берман З. И. 38, 45, 62, 123, 175, 277, 286
Бёрбанк Л. 301, 302
Бир С. 4
Блексли А. 387
Бляхер Л. Я. 79, 143, 146, 147, 327, 330, 335
Бовери Т. 230
Богданов А. П. 138, 141, 219
Богданов М. Н. 81, 140
Боденхаймер П. 37
Бойрлен К. 36, 342
Бок В. 17, 18
Болдуин Д. 241, 243, 244, 287, 294, 313
Боннэ Ш. 8
Бонье Г. 67, 195—197, 227, 327—329
Борзенков Я. А. 138
Борисяк А. А. 76, 142, 143, 179
Бородин И. П. 219
Брандт Ф. Ф. 219
Брейтенбах Л. 261
Брок П. 97
Брокки Дж. 199
Броун-Секар М. 89, 176
Бронн Г. 59, 60, 96
Булгакова З. 388
Булмен О. 342
Бэмпес Г. 240, 307
Бэр К. 146, 147, 172, 206—211, 219, 221, 296, 339, 364
Бэтсон В. 32, 218, 279—282, 287, 289, 292, 294, 301, 330, 353, 372

Вааген В. 75, 216, 217, 356
Вавилов Н. И. 47, 51, 87, 263, 271, 277, 281, 360, 371, 388
Вагин В. Л. 238
Вагнер А. 32, 111, 175, 338
Вагнер В. А. 140, 170, 308
Вагнер М. 98, 132—134, 136, 147, 248
Вагнер Н. П. 138, 219
Валиснери А. 8
Ван Бенеден Э. 230
Вандель А. 18
Варминг Е. 323
Вейсман А. 7, 32, 38, 48, 85, 91, 95, 115, 116, 119—131, 133, 171, 179, 189, 213, 230, 233, 244, 262, 289, 291—295, 297, 309, 330
Вентребер П. 40
Вермель Ю. М. 333
Веттштейн Р. 197, 198, 318, 323
Визнер Ю. 92
Виганд А. 211, 212
Виллис Дж. 38
Вильморен Ф. 255
Вильсон Э. 227
Вольф Г. 236
Вудворд А. 340
Вульф Е. В. 81
Вюртенбергер Л. 75, 76, 103, 109, 110

Гаевская Н. С. 335
Гайер М. 328, 333
Гайетт А. 198—200, 342
Гайсинович А. Е. 117, 151, 157, 262, 271
Галлер А. 8

Гальтон Ф. 83, 86, 87, 91, 229, 230, 253, 279
Гарднер П. 37
Гаррисон У. 309, 310
Гартман Э. 32, 212, 213, 258, 259, 338
Гаузе Г. Ф. 51, 52
Гебель К. 324
Гегенбаур К. 82
Гедов Г. 292
Геер О. 215, 216
Геккель Э. 32, 42, 54, 57, 69, 70, 72—75, 77, 79, 80, 84, 85, 107, 110—113, 147, 155, 168—174, 213, 226, 230, 236, 248, 259, 289, 292, 297, 302
Гексли Дж. 18, 52, 312
Гексли Т. 12, 56, 60, 75, 76, 82, 84, 102, 103, 107—109
Геллер М. 308
Генкель А. Г. 258
Генсло Г. 328
Генсло Дж. Ст. 323
Георгиевский А. Б. 285
Гераклит Э. 350
Геринг Э. 177, 178
Гертвиг О. 94, 229, 230, 288, 296, 297
Гертвиг Р. 296, 297
Гессе Р. 373
Гис В. 67, 92
Глембоцкий Я. Л. 21
Годри А. 77, 212
Годрон А. 59
Гольдсмит М. 31, 45, 127, 244, 252
Гольдшмидт Р. 38, 228
Грабау А. 342
Грассэ П. 14, 38
Грей А. 57
Грэгор Дж. 387
Гудрич Э. 261
Гукер Дж. 57, 81
Гулик Дж. 135, 136, 311—315

Давиташвили Л. Ш. 13, 39, 52, 76, 108, 109, 150, 151, 268, 269, 295
Дакке Э. 343
Данилевский Н. Я. 139, 172, 219—223, 367
Дарвин Ч. 4, 6, 13, 25, 26, 28, 32, 38, 41, 44—49, 53—61, 63, 66—74, 77, 79, 81, 83, 86, 87, 93—98, 100, 105, 107—110, 112—119, 121—123, 126—129, 132, 133, 135—143, 146—148, 150, 152—158, 160—163, 165—169, 171—174, 183—185, 191, 194, 200—202, 205, 208, 209, 214, 215, 217—221, 224, 225, 228—230, 232, 234, 236, 238, 239, 246, 248, 254, 258, 259, 261, 262, 266—268, 274—278, 281, 282, 285, 288—293, 295—300, 302, 303, 312, 313, 323, 326, 331, 335, 344—346, 350—352, 358, 361, 369, 376, 380, 381, 384, 386, 388—390
Дарлингтон К. 272
Девенпорт Ч. 282—284
Делаж И. 31, 45, 127, 134, 242, 244, 252
Дельбёф Ж. 134, 136
Демерец М. 384
Деперс Ш. 77, 143, 340—342
Детто К. 323—326
Де Фриз Г. 32, 38, 48, 218, 223, 229, 230, 251, 257, 259, 265—267, 270—278, 281—283, 286, 291—294, 326, 351, 357
Дженкин Ф. 95, 131, 132, 134, 136, 242, 248, 249, 266, 267
Дженнингс Г. 255, 305, 351, 379
Джонс В. 40
Добжанский Ф. Г. 21, 24, 52, 335, 386, 387
Догель В. А. 79, 117, 151, 157, 179
Додерлейн Л. 234, 235, 341
Додсон Э. 48
Долло Л. 39, 72, 77, 185, 237, 238
Дорн А. 72
Дорфмейстер Г. 88, 176
Дофлейн Ф. 84, 85, 298
Дриш Г. 32, 33, 67, 93, 228, 230, 337
Дубинин Н. П. 21, 52, 254, 279, 287, 315, 384, 386
Дюбуа Э. 170
Дюваль М. 60
Дюркен Б. 327

Ермоленко М. Т. 267, 377

Жиар А. 174
Жордан А. 196, 274

Завадовский Б. М. 322
Завадский К. М. 11, 14, 23, 27, 28, 43, 52, 82, 83, 110, 133, 136,

141, 143, 153, 162, 168, 171, 196, 254, 267, 274, 367, 371
Заленский В. В. 140, 166, 170
Зейдлиц Г. 140, 141, 146, 147
Зейркл К. 37
Зеликман А. Л. 53, 154, 277, 286
Зеленый К. 256
Земон Р. 293
Земпер К. 98
Зюсс Э. 215, 216

Иванов А. В. 80
Иванцов Н. А. 356—358, 389—390
Иегер Г. 230
Иекель О. 339, 340
Иоганнсен В. 251, 253, 255—257, 270, 279, 282, 286, 287, 291, 301, 305, 326, 331, 351, 372, 379
Ист Е. 379

Каммерер П. 293, 327, 329—332, 333
Кант И. 350
Каплан А. 52
Карпентер С. 59
Карпеченко Г. Д. 383, 387
Карпеченко Г. С. 383
Кастл В. 256, 291, 380
Кастлер Г. 22
Катрфаж А. 59, 61
Кашкаров Д. Н. 51
Келлер Б. А. 334
Келлог В. 134, 260, 288—290
Кельвин В. 266
Кено Л. 123, 282, 283
Кесслер К. Ф. 140, 160, 161
Кёлликер А. 33, 61, 62, 64, 99, 169, 171, 206, 208—211, 213
Клапаред Э. 57
Клаузен Дж. 52, 387
Клебс Г. 67, 92, 292
Клейненберг Н. 72
Клеланд Р. 272
Книпович Н. М. 389
Кнорре А. Г. 79
Ковалевский А. О. 72, 79, 117, 138, 299
Ковалевский В. О. 39, 72, 73, 76—78, 103, 137, 139, 141—146, 169, 331
Ковалевский М. М. 299
Козо-Полянский Б. М. 33, 34, 276, 286, 335, 358, 368—370, 389
Кокен Э. 340
Коллери М. 32
Комаров В. Л. 118, 175, 179, 276, 334, 355, 389
Конн Г. 232
Коп Э. 38, 72, 179—184, 190, 200, 232, 340, 341, 362
Коржинский С. И. 32, 139, 164, 172, 218, 219, 223—225, 300, 367
Корренс К. 271, 326
Коршиков А. А. 258
Косминский П. А. 327
Костантен Дж. 195, 197, 328, 329
Крепс Е. М. 14
Кропоткин П. А. 139, 161—164, 331
Крэмптон Н. 309, 351
Кузин Б. С. 333
Кузнецов Н. И. 18, 276
Кулешов Н. Н. 388
Кунингем Ж. 195
Кэннон Г. 40, 54
Кювье Ж. 59, 204, 214, 345, 361

Лаврентьев М. 44
Ламарк Ж.-Б. 32, 33, 43, 53, 54, 62, 63, 99—101, 107, 114, 115, 118, 165—167, 174—177, 179—182, 184, 187, 191, 192, 197, 204, 206, 210, 231, 234, 254, 273, 296, 298, 300, 333, 335, 340, 350, 353, 356—358, 361, 363
Ланг У. 342
Лапкастер Р. 260
Лебедев Д. В. 358
Леваковский Н. Ф. 90, 140, 152, 156, 157, 195
Левин М. 121, 123, 124
Левитский Г. А. 51, 387
Ле Дантек Ф. 127, 179, 233, 234, 295, 296, 333
Лейбниц Г. 8, 293
Лейди Дж. 76
Ленин В. И. 54, 267, 268
Лесаж П. 195
Лесгафт П. Ф. 100, 219, 225, 334
Лессертиссье Ж. 12, 76
Лёб Д. 292
Лёлл Р. 342
Линней К. 361
Литке Ф. П. 208
Личков Б. Л. 267
Локк Р. 288, 290
Лотелье А. 195, 196
Лотси Дж. 33, 123, 279—282, 286, 287, 351, 352

Лукин Е. И. 133
Лункевич В. В. 304
Лысенко Т. Д. 122, 268
Любименко В. Н. 353, 388
Любищев А. А. 16, 40, 101, 365—367
Ляббэ А. 32, 372
Ляйель Ч. 59, 60, 100, 190

Майварт С. 99, 209, 210, 217, 218, 356
Майр Э. 24, 40, 41, 43, 52, 133, 136, 315
Мак-Брайд Е. 330, 333
Мак-Доуэлл Е. 256, 379
Мак-Керди Г. 291
Мак-Этти В. 310, 311
Мальтус Т. Р. 155, 369
Манукян К. Г. 14
Маркс К. 47, 54 99, 114, 154
Мартен Ш. 174
Марш О. 69, 75, 76
Маттун Е. 256
Мейстер Г. К. 387
Мендель Г. 38, 51, 52, 67, 86, 131, 228, 251, 262, 263, 267, 271, 290, 332, 371, 390
Менерт Э. 73, 238
Мензбир М. А. 45, 93, 106, 117, 118, 130, 135, 140, 169—171, 260, 262, 264, 265, 276, 299, 389
Местергази М. М. 34
Мечников И. И. 69, 70, 73, 78—81, 103, 116, 117, 133, 134, 137, 139, 147—151, 156, 157, 184, 187, 299, 300
Мёллер Г. 290, 380, 387
Мильн-Эдварс А. 59
Михайлов Д. С. 219
Мичурин И. В. 39
Морган Л. 156, 241, 243, 244, 287, 293, 313
Морган Т. 7, 32, 38, 48, 121, 241, 243, 244, 271, 288, 290—292, 294, 333, 375—384, 386
Мюллер Ф. 57, 72, 74, 104, 110, 302

Навашин М. С. 387
Надсон Г. А. 387
Назаров В. И. 295
Наумов Г. В. 81
Неймайр М. 75, 76, 111, 119, 120
Некрасов А. Д. 50, 111, 113, 141
Никитин С. Н. 140, 170
Никольский А. М. 303, 358
Нильсон Г. 35
Ниссэ С. 88
Нобль Г. 330
Норденшельд Э. 73, 260, 385
Нуссбаум М. 230
Нэгели К. 32, 33, 43, 62, 63, 97, 124, 168, 169, 175—178, 184—187, 201, 206, 209, 211, 222, 230, 296, 323, 325, 340, 347, 362, 363

Олсон Е. 12, 38, 39, 76
Осборн Г. 7, 36, 38, 72, 77, 241, 243, 244, 287, 294, 313, 344—348, 372
Остроумов А. А. 303
Остуа П. 37
Оуэн Р. 33, 56, 59, 63, 82, 170

Павлов А. П. 140, 170, 354
Павлов И. П. 299
Павлова М. В. 140
Пакард А. 174
Паллас П. 59
Парамонов А. А. 20, 35, 36, 45, 118, 123, 141, 168, 175, 262, 316
Парр А. 282, 284
Паули А. 32, 175, 337
Паультон Е. 239, 243, 293, 294, 309
Пачоский И. К. 140
Пеннет Р. 253
Перль Р. 256
Пиктэ А. 59, 327
Пирсон К. 279, 307, 312, 351
Писарев Д. И. 138, 139, 141, 172
Писарев В. Е. 388
Плате Л. 7, 32, 33, 156, 175, 184, 242, 264, 289, 309, 368
Платт-Бэлл В. 129
Поляков И. М. 36, 45, 114, 151, 157
Полянский В. И. 36, 175
Попов В. А. 220
Пржибрам Г. 32, 330, 372

Радль Э. 73, 259, 385
Райков Б. Е. 207, 220, 223
Райт С. 20, 38, 51, 315
Регель Э. 219
Реннер О. 272
Ренш Б. 52
Роза Д. 342

Розанов В. И. 223
Розанова М. А. 388
Ролле Ф. 31, 53, 66
Роменс Г. Д. 53, 54, 134—136, 239, 245, 248, 312
Ростан Ж. 37, 48, 54
Ру В. 31, 38, 67, 92, 115, 126, 227, 230
Рулье К. Ф. 54, 138
Рютимейер Л. 77

Сакс Ю. 230
Сандерс С. 239
Сансом Ф. 387
Сапегин А. А. 51, 388
Сваммердам Я. 8
Северцов А. Н. 19, 71, 118, 139, 140, 150, 151, 171, 172, 231, 302, 303, 346, 359—360, 389
Северцов Н. А. 81, 138, 140
Северцов С. А. 313
Седжвик А. 292
Семенов И. П. 223
Семенов-Тянь-Шанский А. С. 140
Сент-Илер Ж. 62, 167, 231
Серебровский А. С. 140, 335, 376, 388, 389
Серебровский П. В. 334
Сеченов И. М. 139, 140
Симпсон Дж. 52
Синская Е. Н. 317, 388
Сиркс Р. 37
Сковрон С. 37, 46, 123, 128, 266, 267, 386
Скотт В. 292
Скотт Д. 260, 292
Слепков В. 334
Смирнов Е. С. 16, 333, 334, 371
Смирнов С. М. 140
Смис Э. 328, 333
Смит В. 342
Соболев Д. Н. 36, 140, 360—366
Соболь С. Л. 56, 141, 162, 163, 169, 330
Сочава В. Б. 353, 388
Спенсер Г. 32, 38, 111, 115, 125, 126, 150, 176, 188—194, 213, 323, 325, 338
Сталин И. В. 322
Старостин Б. А. 52
Стеббинс Дж. 52
Стертевант А. 272, 290
Страсбургер Э. 130, 229, 230, 232, 324
Страхов Н. Н. 219, 220, 222, 223, 367
Суиннертон К. 308
Сукачев В. Н. 51, 353, 388
Сушкин П. П. 140
Сьюард А. 292, 293
Соджвик А. 59
Сюинтон У. 342

Талиев В. И. 130, 140, 225, 251, 303, 304, 358, 389
Тахтаджян А. Л. 21
Тейселтон-Дайр У. 292
Тейсье Ж. 52, 260
Тимирязев К. А. 8, 19, 23, 39, 45, 55, 57, 67, 92, 102, 103, 130, 137—141, 151, 152, 155—157, 165, 166, 168—172, 175, 187, 221—223, 225, 227, 262—264, 266, 276, 281, 288, 299—303, 319, 325, 355
Тимофеев-Ресовский Н. В. 24, 52, 388
Тихомиров А. А. 219, 304, 367
Томсон Дж. 293, 306, 307
Тоуэр В. 327, 332, 333
Турессон Г. 387

Умов Н. А. 140, 299
Уоллес А. 7, 32, 56, 57, 81, 94—96, 102, 104, 107, 121, 122, 125, 129, 135, 166, 169, 179, 213, 231—233, 244, 262, 357, 361
Уотсон Г. 57
Усов С. А. 138, 140
Уэлдон В. 240, 279, 289, 301, 307

Фаминцын А. С. 140, 172, 173, 223
Фельдман Г. Э. 378
Ферворн М. 230
Ферьер Э. 69
Филиппов Г. С. 387
Филлипс Дж. 256
Филипченко Ю. А. 31, 44, 45, 121, 124, 127, 139, 140, 231, 251, 257, 261, 270, 276, 359, 364, 368
Финкельштейн Е. А. 123, 124, 335
Финн Ф. 310
Фишер Р. 51, 327, 388
Флемминг В. 230
Флуранс П. 59, 60
Фляксбергер К. А. 88
Фозергил Ф. 38

Фоль Г. 229
Форд Е. 52
Франсэ Р. 32, 175, 336
Фрувирт К. 255

Харрис 351
Холден Дж. 38, 51, 281, 312, 378
Холодковский Н. А. 5, 45, 54, 125, 140, 165, 169, 170, 175, 227

Цингер Н. В. 140, 299, 315—318
Цион И. Ф. 219, 220
Циттель К. 143

Чеснола А. 294, 307
Чермак Е. 271
Чернышевский Н. Г. 141
Четвериков С. С. 51, 140, 253, 376, 385, 386
Чистяков И. Д. 229

Шварц С. С. 11
Швенденер С. 324
Шеллинг Ф. 206—208
Шенников А. П. 353, 388
Шеппард Ф. 52, 306
Шимкевич В. М. 31, 140, 170, 223, 276, 303, 355, 356
Шмальгаузен И. И. 11, 12, 19, 23, 36, 45, 52, 55, 122, 123, 128, 156, 162, 175, 189, 243, 271, 277, 286, 312, 314—316
Шманкевич В. И. 89, 335
Шмидт О. 31, 54, 66, 69, 70, 133, 209
Шнейдер К. 229
Шопенгауэр А. 206, 212, 258
Штандфус М. 195, 327
Штейнманн Г. 340
Шюбелер Ф. 88

Щеглова О. 388

Эймер Т. 32, 175, 177, 198, 200—203, 280, 323, 340, 362
Эвинг 379
Эльпе (Л. Попов). 223
Энгельс Ф. 47, 54, 99, 113, 114, 154, 389

Яффе Г. 122, 286

Abel O. 76, 341
Adams M. 386
Agassiz L. 61
Allen G. 100, 290, 292, 377
Askenasy E. 211

Baer K. 207, 208
Baldwin J. 241, 244
Bateson W. 218, 253, 280, 372
Baur E. 51, 319, 387
Beljaeff M. 307
Bergson A. 295
Bock W. J. 17
Bodenheimer P. 37, 47
Boesiger E. 21, 122, 125, 386
Bonnier G. 196, 328, 329
Bronn H. G. 60
Bumpus H. C. 240
Butler S. 178

Castle W. 380
Caullery M. 32, 47
Cesnola A. P. 306, 307
Claparede E. 57
Clausen J. 51, 387
Colosi G. 38
Conn H. W. 232
Cope E. 181, 182
Costantin J. 195, 328, 329
Crampton N. 309
Cuénot L. 282

Davenport Ch. 283
Delage Y. 134, 242
Delboeuf J. 134
Depéret Ch. 340
De Vris H. 271, 273, 277, 278
Detto C. 323
Dobzhansky Th. 21, 24, 52, 122, 125, 386
Döderlein L. 234
Dodson E. 37, 48
Dollo L. 237
Dofmeister G. 88
Duval M. 31, 60

East E. 379
Eden M. 4
Eimer Th. 177, 200, 202
Elton Ch. 51
Ewing 379

Fisher R. 388
Fleischman A. 337
Flourens P. 60
Fothergill F. 38, 122

Galton F. 91, 120, 229
Gardner E. 37, 47
Garrison N. H. 309
Gaudry A. 212
Gebhardt K. 127
Grassé P. P. 14, 38, 127
Gray A. 57
Gregor J. 387
Gulick J. 311, 312
Guyénot E. 330

Haeckel E. 73, 107, 112—115, 178, 213
Harrison J. 309
Heikertinger F. 311
Heller M. 308
Hilgendorf A. 75
Hering E. 177
Huxley J. 18, 52, 122
Huxley Th. 56
Hyatt A. 198, 199

Jaekel O. 339
Johannsen W. 256, 372

Kammerer P. 330, 331
Kaplan A. 52
Kellog V. L. 45, 260, 288
Koken E. 340
Köllicker A. 61, 210
Kowalevsky V. 144
Kusnetzov N. 18

Le Dantec F. 295, 333
Lessertisseur J. 12, 76
Lindsey A. 37, 38
Lokk R. 290
Lotka A. 51
Lotsy J. 281
Löthar R. 127

Marsh O. 69
Martins Ch. 174
Mayr E. 52
McAtee W. I. 310
Mehnert E. 238
Mivart S. 209, 217
Morgan L. 241
Morgan T. G. 290—292
Müller H. 380

Nägeli C. 62, 178, 184
Nordenskiöld E. 31, 47, 73, 79, 123, 179, 260

Olson E. 12, 76
Osborn H. 77, 241 244—247, 344
Ostoya P. 37, 47
Owen R. 63

Parr A. E. 284
Pauly A. 337
Pearl R. 256
Plate L. 156, 184, 242, 309
Platt-Ball W. 129
Poulton E. B. 239, 309

Quatrefages A. 61

Radl E. 31, 47, 73, 259
Romanes G. 134
Rosa D. 342
Rostand J. 37, 48
Roux W. 51

Sansome F. 387
Schindewolf O. 41, 267
Schmankewitch V. 89
Schübeler F. C. 88
Schützenberger M. 4
Seward A. 292, 293
Simpson G. 52, 76
Singer Ch. 47, 79
Sirks R. 37, 47
Steinmann G. 340
Sumner F. 51
Swinnerton C. 308

Teissier G. 260
Thompson E. 306
Turesson G. 51, 387

Vandel A. 18, 38
Volterra V. 51, 388

Waagen W. 216
Waddington C. H. 38
Wagner M. 132, 133
Weismann A. 51, 91, 124, 133, 295, 309
Weldon W. 306
Wettstein R. 175, 197
Wigand A. 211
Wolff G. 236
Woodward A. 340
Wright S. 20, 38
Würtenberger L. 109, 110

Zimmermann W. 38
Zirkle K. 37, 47

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Введение 3

Глава 1. Эволюционная теория как наука и этапы ее развития 8

§ 1. К определению понятия «эволюция» 8
§ 2. Эволюционная теория и эволюционная биология 23
§ 3. Классификация теорий эволюции 28
§ 4. Изученность и периодизация развития эволюционной теории 44

Глава 2. Первый период развития эволюционной теории (1859—1864 гг.) 53

§ 1. Великий переворот в биологии, вызванный книгой Дарвина 53
§ 2. Первые работы сторонников учения Дарвина 56
§ 3. Критика дарвинизма с позиций антиэволюционизма 59
§ 4. Зарождение антидарвинистских гипотез эволюции 61

Глава 3. Общая характеристика второго периода развития эволюционной теории (1865—1900 гг.) 65

§ 1. Смена проблематики в течение второго периода 65
§ 2. Проникновение эволюционной идеи в основные отрасли биологии и роль дарвинизма в этом процессе 69
§ 3. Филогенетическое направление в биологии 71
§ 4. Формирование эволюционной палеонтологии 74
§ 5. Возникновение других направлений эволюционной биологии 78
§ 6. Ранний экспериментальный эволюционизм 85

Глава 4. Развитие дарвинизма во второй половине XIX в. 93

§ 1. К вопросу об изменениях во взглядах Ч. Дарвина 95
§ 2. Классический дарвинизм 102
§ 3. Геккелевский дарвинизм 111
§ 4. Неодарвинизм 120
§ 5. Сегрегациоселекционизм 131

Глава 5. Развитие дарвинизма в России 137

§ 1. Причины успеха дарвинизма в России 137
§ 2. Эволюционные воззрения В. О. Ковалевского и Г. Зейдлица 141

Стр.

§ 3. Критический дарвинизм И. И. Мечникова 147
§ 4. Проблема борьбы за существование . 152
§ 5. Отношение русских дарвинистов к ламаркизму 165
§ 6. Об изучении истории дарвинизма в России 168

Глава 6. Неоламаркизм 174

§ 1. Основные разновидности неоламаркизма 174
§ 2. Формирование неоламаркизма 179
§ 3. Эволюционные взгляды Г. Спенсера 188
§ 4. Первые шаги механоламаркизма 194
§ 5. Гипотеза ортогенеза 200
§ 6. Заключение 204

Глава 7. Другие антидарвиновские гипотезы эволюции второй половины XIX в. 206

§ 1. Телеологические концепции эволюции 206
§ 2. Ранний мутационизм и неокатастрофизм 213
§ 3. Антидарвинизм в России 219

Глава 8. Состояние эволюционной теории в конце XIX в. 226

§ 1. Новые тенденции в биологии 80—90-х годов 226
§ 2. Некоторые особенности эволюционной теории в конце XIX в. . . 231
§ 3. Изучение естественного отбора 238
§ 4. Главные итоги второго этапа развития эволюционной теории 246

Глава 9. Общая характеристика третьего периода развития эволюционной теории (1900—начало 1920-х годов) 251

§ 1. Кризис эволюционной теории 251
§ 2. Усиление антидарвинизма 258
§ 3. Вопрос о причинах кризиса 265

Глава 10. Генетический антидарвинизм 270

§ 1. Мутационная теория эволюции Г. де Фриза 271
§ 2. Гибридогенез . . 278
§ 3. Преадаптационизм 282
§ 4. Заключение 286

Глава 11. Полувековой юбилей дарвинизма 288

§ 1. Работы В. Келлога, Р. Локка и Т. Моргана 288
§ 2. Сборник «Дарвин и современная наука» и отзывы о юбилее некоторых европейских биологов 292
§ 3. Полувековой юбилей дарвинизма в России 299

Глава 12. Исследование естественного отбора и видообразования 305

§ 1. Изучение поддерживающего отбора . 306
§ 2. Экспериментальные и комбинированные исследования естественного отбора как причины эволюции окрасок . 307
§ 3. Книга Дж. Гулика 311
§ 4. Исследования Н. В. Цингера 315

Стр.

§ 5. Состояние учения об естественном отборе к концу третьего периода развития эволюционной теории 318

Глава 13. Механоламаркизм 321

§ 1. Причины распространения механоламаркизма 321
§ 2. Критика ламаркизма в книге К. Детто 323
§ 3. Экспериментальный механоламаркизм 326
§ 4. Эволюционные взгляды П. Каммерера 329
§ 5. Механоламаркизм в СССР 333

Глава 14. Идеалистические теории эволюции 336

§ 1. Психоламаркизм и теория «творческой эволюции» 336
§ 2. Антидарвинизм в палеонтологии 339
§ 3. Эволюционные взгляды Г. Осборна 344
§ 4. Номогенез и его критика . . . 348
§ 5. Другие телеогенетические гипотезы 360

Глава 15. Состояние эволюционной теории в конце первой четверти XX в. 368

§ 1. Трудности, стоявшие перед эволюционной теорией. Возражения против теории естественного отбора 368
§ 2. Эволюционные воззрения Т. Г. Моргана . . . 375
§ 3. Первые шаги к синтезу генетики и дарвинизма 385

Литература 391
Именной указатель 414

Кирилл Михайлович Завадский

РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ ПОСЛЕ ДАРВИНА

(1859—1920-е годы)

Утверждено к печати
Институтом истории естествознания
и техники Академии наук СССР

Редактор издательства *Ф. И. Кричевская*
Художник *Д. С. Данилов*
Технический редактор *О. А. Мокеева*
Корректоры *Р. Г. Гершинская* и *Э. Н. Липпа*

Сдано в набор 10/V 1973 г. Подписано к печати 10/X 1973 г. Формат бумаги 84×108$^{1}/_{32}$. Бумага № 1. Печ. л. 13$^{1}/_{4}$=22.26 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 23.68. Изд. № 5213. Тип. зак. № 315. М-05849. Тираж 5500. *Цена 1 р. 73 к.*

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства «Наука».
199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Страница	*Строка*	*Напечатано*	*Должно быть*
4	2 сверху	эволюции, путем селектогенеза	эволюции путем селектогенеза,
54	20 снизу	Рулье	Эймер
103	1 »	хитиновых	хитиновых,
134	17 сверху	выяснения	вытеснения
169	7—6 снизу	существование, при перенаселении	существование при перенаселении,

К. М. Завадский